АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

УДК 576.1 : 582.5/.9 : 58 : 581.5

|И. Г. Серебряков| и Т. И. Серебрякова

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

|I. G. SEREBRYAKOV| AND T. I. SEREBRYAKOVA. SOME PROBLEMS OF EVOLUTION OF LIFE FORMS OF FLOWERING PLANTS

Статья представляет собой критический обзор важнейших работ по проблеме эволюции жизненных форм цветковых растений за последнее десятилетие. Показано, что широко распространенное представление о главном направлении этой эволюции — от деревьев к травам — претерпело существенные модификации. Главная причина этого — глубокое изучение большого комплекса признаков, характеризующих жизненные формы. Многие исследователи независимо друг от друга приходят к выводу, что крупные голоксильные деревья среди цветковых являются не исходной, а достаточно высоко дифференцированной вторичной жизненной формой, возникшей в результате трансформации первичных аксильных и олигоксильных форм, которые обладали рядом примитивных признаков. Общая схема хода эволюции жизненных форм покрытосеменных слагается из «восходящей» и «нисходящей» (редукционной) линий. Однако, пути возникновения конкретных жизненных форм не стандартны и могут быть различны для разных ныне живущих таксонов. Деревянистые и травянистые формы могут неоднократно возникать одни из других в ходе эволюции таксона, что не является нарушением принципа необратимости эволюции.

Вопрос о возможных путях эволюции жизненных форм покрытосемянных еще далек от своего разрешения. Подходы разных авторов к проблеме происхождения разнообразных жизненных форм ныне живущих цветковых растений весьма различны. Это связано, в частности, с отсутствием достаточных палеоботанических данных и с необходимостью строить эволюционные схемы лишь на основании сравнительно-морфологического, онтогенетического и ботаникогеографического материала, на основе различных косвенных соображений, требующих специальной аргументации. Задача настоящего обзора — осветить некоторые из этих подходов в отечественной и зарубежной литературе последнего десятилетия.[1]

Ставшее почти общепринятым представление о редукционной эволюции жизненных форм от деревьев к травам (Hallier, 1905; Sinnott a. Bailey, 1914, 1922; Попов, 1940, 1948; Тахтаджян, 1948, 1954, 1964, 1970; Серебряков, 1962, 1964; Cronquist, 1968, и многие другие) за последнее время претерпело ряд модификаций, иногда весьма существенных, а некоторые исследователи пришли к прямо противоположным выводам (Grassl, 1967; Цвелев, 1969, 1970).

Всякое сколько-нибудь детальное рассмотрение материалов, позволяющих хотя бы косвенно судить о возможных направлениях эволюции жизненных форм, прежде всего наталкивает на мысль об отсутствии здесь обязательного «стандарта». Уже Синнот и Бейли указывали на то, что редукционная эволюция слагается из нескольких разных линий. Ясно отражено разнообразие ее направлений в работах И. Г. Серебрякова (1954, 1955, 1962, 1964, 1968). Попытка расположить крупные категории жизнен-

[1] Обзор более ранних работ имеется в книге И. Г. Серебрякова «Экологическая морфология растений» (1962).

ных форм в эволюционный ряд неминуемо приводит к построению нескольких различных рядов, нередко отражающих параллелизм развития тех или иных признаков (подобно гомологическим рядам признаков видов по Н. И. Вавилову), а также открывающих возможность «прочтения» рядов в обратном направлении.

Представления о том, что эволюция жизненных форм шла по-разному в разных систематических группах цветковых, идеи о необходимости изучения взаимоотношений жизненных форм в конкретных таксонах, возникают в разной форме и часто независимо друг от друга у разных ученых.

Большой интерес представляют работы швейцарского ботаника Эмиля Шмида (Schmid, 1956, 1957, 1963). В них содержится ряд новых положений об эволюции и экологии жизненных форм.

Шмид называет жизненную форму в ее габитуальном выражении, или форму роста (Wuchsform), эпиморфой, а учение о жизненных формах растений — эпиморфологией. В статье «Познание растительных сообществ путем флористического и эпиморфологического анализа» (1963) он в сжатой конспективной форме излагает систему своих взглядов, сложившуюся в особенности под влиянием путешествия в тропические и субтропические области Центральной Америки.

Шмид подразделяет все формы роста на три главные группы. Каждая группа характеризуется определенными структурными и габитуальными признаками, имеет определенное географическое распространение и экологическую приуроченность. Но кроме того, — и это очень существенно — каждая из них включает определенные систематические единицы: роды, семейства и даже порядки. Т. е., несмотря на параллелизм и конвергенции в развитии жизненных форм вообще, Шмид считает, что они развивались неодинаковыми путями в разных таксонах.

Первая главная группа содержит по преимуществу тропические растения, лишенные одревеснения (аксильные) или со слабым одревеснением (олигоксильные), и включает деревья, кустарники и другие формы роста с многолетними надземными осями, сохраняющимися в течение круглого года (не сезонными). Растения эти большей частью относительно недолговечные (по сравнению с многолетниками второй главной группы). Деревья часто одноосные и одновершинные (моноакронные)или слабо ветвящиеся (олигоакронные), с терминальным соцветием и верхушечной розеткой листьев. Точки роста на растении немногочисленны, зато достаточно крупны. Листья, как правило, не образуют отделительного слоя (без артикуляции). Защитные приспособления у почек отсутствуют или слабо выражены. Семена без периода покоя. В пределах группы есть и формы с примитивными признаками, и высокоспециализированные. Сюда относятся многие однодольные (например, пальмы), *Centrospermae* (например, крупное, сильно разветвленное дерево *Phytolacca dioica* с ничтожным одревеснением ствола!), *Gentianaceae*, *Primulaceae* и др.

Растения этой группы Шмид считает, как правило, первичноаксильными. Лигнификация здесь — признак вторичный, продвинутый. Во влажнотропических лесах, по Шмиду, сохранились первичноаксильные формы не только среди древних, но и среди более молодых систематических групп, например сложноцветных.

Как видим, эта группа Шмида близка к форме «цикадоподобного дерева» Корнера (Corner, 1949, 1953—1954), которое, согласно его «дурьянной теории», представляет собой исходную жизненную форму для покрытосемянных.

Вторая главная группа распространена по всей Земле. Растения этой группы вполне одревесневшие, «жесткодревесные», или голоксильные; их надземные органы не сезонны, или же сезонность проявляется только в отношении листопада и цветения. Сюда относятся длительно живущие деревья, кустарники и кустарнички с обильным ветвлением, с большим числом точек роста. В системе побегов оси разных порядков могут быть равнодолговечными (эквиперманент-

ными) или неравнодолговечными (инэквиперманентными). Листопад обычно происходит с образованием отделительного слоя (артикуляция). У субтропических и внетропических видов, а также у тропических ксерофитов хорошо выражены защитные приспособления в структуре почек. Одревеснение и сильное ветвление, по Шмиду, — прогрессивная черта этой группы. Сюда относятся многие представители *Polycarpicae, Juglandales, Proteaceae, Myricaceae, Ericaceae, Hamamelidaceae, Theaceae, Oleaceae, Pomoideae* и др.

Третья главная группа охватывает преимущественно внетропические группы растений, полностью одревесневшие, слабо одревесневшие и неодревесневшие. Для них характерна резкая сезонность развития, хорошо выраженные защитные приспособления у почек, отчетливый период покоя у семян, образование подземных запасающих органов в виде корневищ, клубней, луковиц, редьковидных корней. В разных таксонах конвергентно проявляется тенденция развития от древесных форм к травянистым, вплоть до однолетников. Оси становятся более индивидуализированными, неравнодолговечными; подземные их части нередко живут намного дольше надземных; оси сменяются в течение жизни одного растения. Сюда относятся семейства тропического происхождения, особенно сильно развившиеся в период изменения климата от палеогена к неогену и широко расселившиеся, например *Ranunculaceae, Rosaceae, Linaceae, Leguminosae, Umbelliferae, Polemoniaceae, Scrophulariaceae, Rubiaceae* и многие другие.

Самым общим направлением форм роста цветковых Шмид считает направление от аксильных к вполне одревесневшим, а затем, под влиянием более сурового климата внетропических зон, к неодревесневающим, делигнифицированным. Таким образом, по Шмиду, можно различать первично- и вторичноаксильные формы, хотя в каждом конкретном случае сделать это нелегко; в каждом таксоне необходим особый тщательный анализ.

В пределах первой главной группы Шмида понятия «древесного» и «травянистого» растения лишены той определенности, которая нам представляется несомненной при рассмотрении деревьев и трав умеренного климата. Здесь «деревья» и «травы» могут быть одинаково аксильными. Однако формы с сильно одревесневающими стеблями в этой группе, как правило, вторичны и несут следы возникновения от аксильных, например бамбуки.

Во второй главной группе вообще нет настоящих травянистых растений. Эволюции жизненных форм здесь проходила лишь в пределах древесного типа, причем в ряде случаев — в форме редукции до низкорослых и шпалерных кустарничков в крайних условиях существования (высокогорные и приполярные области).

Третья главная группа содержит именно те таксоны, которые и могут иллюстрировать «традиционный» путь соматической редукции с преобразованием древесных предковых форм в травянистые.

Очень важно подчеркнуть, что Шмид дает характеристики своих главных групп по совокупности признаков, среди которых многие отражают поведение растений во времени (общая длительность жизни особи, длительность жизни отдельных осей и их частей, листьев, сезонность развития). Эти признаки, коррелирующие друг с другом, сохраняются даже у наиболее специализированных и далеко эволюционно продвинутых представителей той или иной группы, эволюирующей самостоятельно, независимо от других. В качестве иллюстрации Шмид показывает распределение форм роста разного происхождения и филогенетического возраста по высотным поясам тропиков и субтропиков на примере конкретной растительности Центральной Америки.

Во влажнотропических лесах доминируют наиболее древние жизненные формы первой главной группы — первичноаксильные и олигоксильные, моно- и олигоакронные. Можно проследить их эволюцию и специализацию вплоть до высокогорий и весьма сухих областей: в составе горных

лавровых лесов — представители родов *Agave*, *Bromelia*, *Tillandsia*; у верхней границы леса — *Senecio*, *Cirsium*, *Dahlia*, *Impatiens*, *Begonia*, *Araceae*; в альпийской области — причудливые аксильные древовидные формы *Pourrettia*, *Fourcroya*, *Lobelia*, *Senecio*, *Espeletia*, а также подушковидные и розеточные растения с мясистыми осями, главным образом из *Centrospermae* (*Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Aïzoaceae*). Подобные им приспособительные формы характерны и для сухих тропических областей в виде разнообразных *Cactaceae*. Все это разнообразие дериватов наиболее древних, по Шмиду, форм роста, относящихся к первой главной группе, возникло здесь в течение мелового периода и палеогена.

Таким образом, Шмид подчеркивает древность и архаичность структурных признаков — аксильности и олигоксильности, в сочетании с моно- и олигоакронностью. Отсюда древность и архаичность подобных форм у древовидных *Senecio*, *Lobelia*, *Espeletia* и других «монстров» тропических и субтропических высокогорий, которые действительно производят впечатление допотопных чудовищ в современном растительном мире. В филогенетическом древе жизненных форм они могли бы быть изображены как боковые «ветви», ведущие свое начало почти от основания «главного ствола» и протянувшиеся до настоящего времени в отдельных рефугиумах.

Остатки наиболее древних направлений эволюции в пределах первой главной группы можно найти даже в альпийских поясах внетропических гор, например *Ramondia* и *Haberlea* (из *Gesneriaceae*) в Альпах.

В поясе лавровых и хвойных горных лесов господствуют наиболее древние растения из второй главной группы; это представители дотретичной и палеогеновой флоры. Выше появляются более продвинутые и молодые голоксильные формы, неприхотливые к теплу. Наиболее выносливыми оказываются эрикоидные растения с эквиперманентными осями, образующие с древних времен границу леса во всех высоких горах с влажным климатом. От этих тропических горных растений, по мнению Шмида, возникли формы, приспособившиеся к вечной мерзлоте и сухости арктических и высокогорных областей путем уменьшения размеров и погружения осей в почву. Другое ответвление от эрикоидных горно-тропических форм нашло рефугиум на кислых олиготрофных почвах атлантического и тихоокеанского побережий.

Шмид справедливо считает, что возникновение разнообразных жизненных форм становится возможным вследствие различных направлений эволюции в пределах рода или другого таксона и освоения им новых экологических условий. Филогенетическое развитие рода, по Шмиду, сопровождается увеличением числа жизненных форм. В связи с этим данные филогенетической систематики и эпиморфологии взаимно дополняют и подкрепляют друг друга.

Иллюстрируя разнообразие жизненных форм в пределах рода, Шмид, однако, подчеркивает, что число их в роде обычно меньше, чем число видов. Так, в роде *Bupleurum*, подробно разобранном автором, 97 видов и 22 формы роста; в роде *Crepis* 196 видов и всего 20 жизненных форм. Шмид считает, что древние роды имеют больше различных жизненных форм, чем молодые. Это положение Шмида едва ли может быть принято в общем виде. В реликтовых родах с реликтовым ареалом это число может быть меньше, чем в родах более современных, «процветающих».

Среди факторов, влияющих на формообразование, Шмид придает наибольшее значение селективному воздействию среды — как абиотических, так и ценотических ее факторов. По преимущественной роли тех или других в становлении данной жизненной формы он выделяет топоморфы и ценоморфы (лучше «топобиоморфы» и «ценобиоморфы»,— *И. С.*); к первым относятся, например, псаммофиты, а ко вторым — лианы. Среди различных направлений эволюции жизненных форм, имевших преимущественное значение в разные геологические эпохи, Шмид считает наиболее «молодым» ксерофитное направление, ведущее, в част-

ности, к образованию сезонных однолетников, со многими конвергенциями в разных систематических группах.

Таким образом, в работе Шмида красной нитью проходит мысль о разнообразии путей соматической эволюции, о необходимости учитывать комплекс разнообразных признаков при классификации и попытках определить происхождение отдельных эпиморф, а также мысль о том, что в эволюции жизненных форм цветковых существовала восходящая (от аксильных к голоксильным) и нисходящая линия (редукционное направление, включающее и общее уменьшение размеров, и переход от древесных к травянистым). Характеризуя первичные жизненные формы покрытосемянных как некрупные мягкодревесные и совсем неодревесневающие растения, Шмид близок к представлению, высказанному еще Галлиром (Hallier, 1964, 1912) и развиваемому рядом современных авторов (Тахтаджян, 1948, 1954, 1964, 1970; Corner, 1949, 1953—1954; Серебряков, 1955, 1962); но в отличие от этих исследователей, считающих такие растения все же «деревцами», Шмид допускает, что они могли быть иногда не древовидными, а травянистыми.

Независимо от Шмида, к сходным представлениям пришел Я. И. Проханов (1965а, б, в), также отметивший односторонность теории «соматической редукции». Он пишет (1965б : 73): «Соматическая эволюция, даже если отвлечься от частностей, проявилась не только в бесспорной, документированной фоссилиями, продолжительной редукционной трансформации (процесс измельчания) вегетативных тел растений, но и в предшествовавшем филогенетическом процессе интенсивного нарастания этих организмов до какого-то максимума». Более раннюю восходящую ветвь соматической эволюции описал Корнер, недооценивший ветвь нисходящую. Наоборот, М. Г. Попов признавал редукционное направление единственно возможным и универсальным, но громадная его заслуга, по Проханову, состоит в том, что он на многих конкретных родах (*Cicer*, *Eremostachys*, *Erigeron* и др.) показал, как фактически могла идти эта соматическая эволюция.

Итак, общая картина эволюции жизненных форм, по Проханову, рисуется как параболическая кривая. Невысокие толстостебельные (мягкодревесные) растения с розеткой листьев на верхушках побегов и рядом других архаичных, по Корнеру, признаков, которые сейчас можно встретить в неродственных семействах, по-видимому, представляют собой реликты первоначальной ступени развития вегетативной сферы цветковых. Формирование среди двудольных очень высоких деревьев с многочисленными длинными и тонкими ветвями и жесткодревесным стволом, с явно выраженной вторичной древесиной, богатой либриформом, с перидермой и коркой на поверхности представляется в некотором смысле «вершиной соматической эволюции». Однако во многих таксонах под влиянием различных факторов имела место и редукционная линия эволюции настоящих древесных форм (лианоидное, криофильное, ксерофильное и другие направления).

Обсуждаемая серия работ Я. И. Проханова особенно интересна тем, что автор пытается проникнуть в сущность жизненных процессов, испытавших на себе влияние определенных факторов, и предлагает ряд логичных объяснений эколого-физиологического механизма, определившего переломные моменты эволюции жизненных форм.

Проханов придает очень большое значение эволюционным преобразованиям механизма опадения листьев и возникновению листопадности, что вполне соответствует оценке признака «артикуляции» в характеристиках главных групп у Шмида.

По Проханову, примитивные невысокие «корнеровские» толстостебельные растения не имеют приспособлений для сбрасывания листьев (то же у аксильных растений первой главной группы Шмида, связанных с бессезонным благоприятным климатом! — *Т. С.*). Специальный отделительный слой возникает только у настоящих голоксильных древесных.

Анализируя пути криофильной редукционной эволюции, Я. И. Проханов рисует наглядную и достаточно убедительную картину возможного формирования двудольного травянистого гемикриптофита из деревянистого предкового типа. Он строго ограничивает круг условий, в которых это могло произойти: только при сочетании похолодания климата с очень высокой влажностью атмосферы и безветрием, что можно в действительности наблюдать в полосе туманов в защищенных горных долинах. Надземные побеги деревянистых растений, оказавшихся в такой сырой атмосфере, не могли к концу вегетационного сезона подвергнуться необходимому обезвоживанию и закалке, чтобы перейти в состояние покоя и противостоять охлаждению. При долгой осенней вегетации такие незакаленные «влажные» побеги в случае заморозков погибали и истлевали до самого основания. Однако при наличии подземных или приземных жизнеспособных почек возобновления это не приводило к гибели всего растения, а повело путем стабилизирующего отбора к возникновению настоящих многолетних трав, у которых наследственно закрепилось свойство дружного необратимого увядания надземных побегов в конце вегетационного периода. Предками таких трав скорее всего были кустарники, т. е. та форма деревянистых растений, которая характеризуется развитой системой базисимподиального возобновления.[1] Этот последний признак полностью сохранился и усовершенствовался у производной жизненной формы — гемикриптофитных многолетних трав. Они заняли наиболее подходящую для них экологическую нишу в субальпийском поясе гор (субальпийские высокотравные луга) и отчасти перешли затем под полог лиственных лесов.

Неплохой моделью такого ряда, вероятно, может служить пара видов бузины — кустарник *Sambucus nigra* и трава *S. ebulus*.

В то же время пониженные температуры в сочетании с недостаточной влажностью атмосферы послужили, по Проханову, стимулом к формированию не травянистых, а совсем иных жизненных форм, тоже составляющих редукционные ряды: деревянистых стланцев, кустарничков, подушек, господствующих сейчас в тундре и в горах в условиях резко континентального климата, например в Восточной Сибири.

Проханов намечает далее возможный путь преобразований, который прошли первичные влаголюбивые гемикриптофитные травы из двудольных (надо полагать, соответствующие «прото-гемикриптофитам» Раункиера, т. е. длиннопобеговые, — *Т. С.*), при постепенной аридизации климата и формировании степей и прерий. Как правило, они не стали крайними ксерофитами, однако приобрели ряд приспособлений к лучшему перенесению сухого периода: иногда — длинный стержневой корень, часто — розеточный рост надземных побегов, а в крайних случаях — преобразовались в геофиты, погрузив более глубоко в почву свои многолетние органы с почками возобновления (правда, последний тип чаще встречается у однодольных). Геофильное направление ксерофильной эволюции трав особенно характерно в условиях пустынь, главным образом африканских. Другое направление, более типичное для северных сухих пустынь, где поверхностные слои почвы и воздуха летом чрезмерно нагреваются, привело к формированию из травянистого гемикриптофита полудревесной формы — полукустарника-хамефита, что также продемонстрировано автором весьма наглядно. «В пустыне ни одно растение, — пишет Проханов, — не сможет остаться живым на второй год, если только его почки возобновления не будут так или иначе поднятыми (или опущенными) над поверхностью грунта. Только отбор форм, у которых ежегодные побеги, отцветая, переставали отмирать донизу и сохраняли, таким образом, свои основания с сидящими на них жизнеспособными почками, смог обеспечить растению многолетнее существование в пустыне, однако в качестве полукустарника, а не травы» (Проханов, 1965в: 137—138). Такой путь эволюции Проханов видит в роде *Artemisia*,

[1] Термин Л. Е. Гатцук (1967).

а в сем. *Chenopodiaceae*, первично травянистом, но не содержащем гемикриптофитов, он выводит полукустарники (солянки) и даже древесные формы (саксаул) прямо из однолетних трав. Подтверждение представления о молодости жизненной формы полукустарника-хамефита имеется в интереснейшей работе Хансена (Hansen, 1956).

В трех своих статьях Проханов очень детально анализирует и пытается причинно объяснить также эволюцию формы и жилкования листьев, сопровождающую трансформацию жизненных форм как при увеличении, так и при уменьшении размеров растений, и значение листопадности, и роль гуттации в формировании влаголюбивых трав. Особенно много внимания он уделяет эволюционному значению выпаса, поедаемости мягких частей побегов трав в ходе их расселения и формирования «травяных равнин». Не имея возможности излагать здесь все интересные соображения этого автора, подчеркнем только его конкретный каузальный подход к описанию тех или иных эволюционных преобразований жизненных форм. Это выгодно отличает его труды от многих других, где все предполагаемые перестройки описываются в отрыве от непосредственно действующих причин, внешних и внутренних; предполагаемые факторы эволюции обычно в таких работах называются лишь в самой общей форме.

Подобно Шмиду, Проханов считает, что эволюция шла по-разному в различных таксонах и приводит большое количество интереснейших примеров первично- и вторичнотравянистых групп. При этом он использует для выяснения и доказательства эволюционных отношений не просто «травянистость» или «древесность», а целый комплекс признаков (т. е. опять ход его мысли совпадает с идеями Э. Шмида). Особо он подчеркивает важность корреляции между формой роста, строением листа и анатомией стебля. Любое несоответствие одного признака комплексу других должно рассматриваться как сравнительно недавнее, производное; например, анатомия стебля (сифоностель) и цельнокрайние листья травянистых представителей *Hypericum*, форма и жилкование листочков и их раздельное опадение у травянистых бобовых свидетельствуют о происхождении этих видов от деревянистых предков. В других же случаях обстоятельное обсуждение приводит Проханова к выводу о вторичности древовидной формы, в частности у «мегафитов» *Senecio, Espeletia, Lobelia* и других в тропических высокогорных пустынях. Анализ комплекса признаков заставляет его присоединиться к мнению тех авторов, которые считают сем. *Compositae* первичнотравянистым.

Возможность переходов от древесных форм к травянистым и снова к древесным Проханов иллюстрирует на примере нескольких таксонов, в частности в сем. *Papilionaceae* (*Astragalus*), в роде *Artemisia*, в подроде *Esula* рода *Euphorbia*. Все это вполне согласуется с очень интересной и здравой, на наш взгляд, мыслью, высказанной еще Шарфеттером (Scharfetter, 1953),[1] о том, что «одревеснение вообще — это не член филогенетического ряда, а скорее экологический признак, который в ходе развития одного таксона появляется как приспособление к внешним условиям...» Шарфеттер считал, что каждое растение потенциально способно стать древесным, но у одних эта способность проявляется полностью, а у других не успевает осуществиться вследствие более быстрого отмирания побегов.[2] Он также высказывал убеждение в том, что в разных таксонах эволюция могла идти и от древесных к травянистым, и обратно, хотя чаще первое направление встречается у двудольных, а второе у однодольных. Он писал: «Жизненная форма древесного растения возникала конечно (разрядка наша. — *Т. С.*) не однократно, а повторно в развитии наземных растений».

---

[1] Я. И. Проханов на Шарфеттера не ссылается.

[2] Отсюда следует, что главный критерий «травянистости» заключается не в анатомии стебля, а в характере отмирания надземных органов. Это специально подчеркнула в своей диссертации Гатцук (1970).

В работах Проханова (1965б) специально обсуждается вопрос об «обратимости» соматической эволюции и известном принципе Долло. Если в эволюции жизненных форм признается и восходящая и нисходящая линии, если допускаются трансформации травянистых в древесные, а затем древесных в травянистые, иногда даже неоднократно, то не противоречит ли это принципу необратимости эволюции? Автор совершенно справедливо отвечает на этот вопрос «нет», так как сам по себе признак «деревянистости» или «травянистости» вовсе не исчерпывает характеристики данной жизненной формы, а возврата к уже существовавшим видам, конечно, не бывает. На новом уровне эволюции может повторяться один из признаков (что хорошо известно в генетике), но даже это не обязательно, ибо характер «одревеснения» у первично- и вторичнодревесных форм, у представителей разных таксонов совсем неодинаковый. Об этом же писал и А. Л. Тахтаджян (1964).

Здесь снова приходится отметить удивительное совпадение хода мыслей у авторов, работавших одновременно и независимо друг от друга. А именно: этот же вопрос и в таком же плане ставит и решает один из крупнейших специалистов в области генетики и филогенетики Дж. Л. Стеббинс. В своей статье «Вероятная форма роста первичных цветковых растений» (Stebbins, 1965) он критически обсуждает традиционные аргументы в пользу первичности деревьев и заявляет, что ни один из иих в отдельности и даже все взятые вместе не доказывают, что эволюция форм роста должна была идти всегда только в одном направлении. Нельзя игнорировать возможности вторичного происхождения ряда древесных форм от травянистых. Что касается принципа необратимости эволюции, то он, пишет Стеббинс, был критически пересмотрен Симпсоном (Simpson, 1953) главным образом на основании большого зоопалеонтологического материала; Симпсон утверждает, что «обратная мутация» отдельных признаков — факт, хорошо известный в генетике. Тем не менее общая совокупность признаков не повторяется, хотя при возврате к условиям, сходным с первоначальными, возникает конвергентное сходство в общем облике (рыбы и киты, *Podostemaceae* и водоросли). Признак «деревянистости», зависящий от деятельности камбия, мог развиваться как в сторону усиления, так и ослабления.

Стеббинс, как и Проханов, отмечает высокую специализацию большинства травянистых растений по сравнению с древесными в отношении структуры их проводящих тканей и ряда приспособительных признаков в побегообразовании. Тем не менее он считает, что это далеко не всегда доказывает молодость жизненной формы трав. Многие травы имеют весьма древнее происхождение; их специализация — результат более быстрого темпа эволюции, обусловленного более коротким, чем у деревьев, жизненным циклом и более жестким давлением отбора.

Ряд теоретических соображений приводит Стеббинса к выводу, что исходные формы цветковых, хотя и были почти наверняка древесными по анатомической структуре стебля, едва ли представляли собой высокие долговечные лесные деревья. Они, по Стеббинсу, скорее всего жили в полуаридных пионерных местообитаниях горных склонов и осыпей и имели форму роста, напоминающую современные *Ericales* или небольшие кустарнички и полукустарнички типа *Polygonum, Eriogonum, Thymus,* некоторых сложноцветных. От таких жизненных форм в дальнейшем путем адаптивной радиации могли возникнуть, с одной стороны, более крупные кустарники и далее — деревья, а с другой, — травянистые растения. Это не исключает возможности последующей редукционной эволюции в таксонах, содержащих крупные деревья, и образования из них вторичных кустарниковых и травянистых форм.

Надо сказать, что перечень аналогов исходных жизненных форм цветковых у Стеббинса не слишком удачен, он своей «пестротой» свидетельствует об отсутствии у автора критерия, охватывающего комплекс определенных признаков (что мы видели так ясно у Шмида).

Критические замечания в адрес Стеббинса приведены в подстрочном примечании А. Л. Тахтаджяном (1970 : 22).

Доказательства восходящей линии эволюции от кустарников к настоящим деревьям Стеббинс приводит для трех систематических групп: порядка *Gruinales* (*Rutaceae*, *Simaroubaceae*, *Burseraceae*, *Meliaceae*, *Sapindaceae*, *Anacardiaceae*), порядка *Malvales* (*Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Malvaceae*, *Bombacaceae*) и семейства *Polygonaceae*. Он показывает, что кустарниковые формы в рассматриваемых таксонах по совокупности признаков более примитивны, чем деревья.

Таким образом, и Стеббинс поддерживает идею о восходящей и нисходящей линиях эволюции жизненных форм цветковых, хотя рисует их исходную жизненную форму совсем иной, чем в представлениях Галлира, Корнера, Тахтаджяна и Шмида, которых он и не цитирует. Он также придерживается, как мы видели, мнения о неоднократных переходах от древесных к травянистым и, наоборот, в разных таксонах и не считает это нарушением принципа необратимости эволюции.

В связи с работой Стеббинса следует упомянуть о весьма эмоциональной статье голландского морфолога Мёузе (Meeuse, 1967): «Еще раз о форме роста ранних покрытосемянных». Мёузе упрекает Стеббинса в игнорировании предшествующих работ, трактующих об облике первичных цветковых (начиная с Галлира). Далее он переходит к критике обычных подходов к поискам «предкового типа» цветковых. Дело в том, — пишет Мёузе, — что большинство современных исследователей принимают как само собой разумеющиеся три постулата: монофилетическое происхождение цветковых, возникновение однодольных от двудольных предков и, как следствие, необходимость выведения всего разнообразия современных жизненных форм ангиосперм от предположительно однотипной неварьирующей жизненной формы единственной анцестральной группы, имеющей черты современного двудольного растения с «нормальной» анатомической структурой. Будучи сам последовательным сторонником полифилетического происхождения цветковых, он развивает мысль о том, что почти все разнообразие ныне существующих у цветковых форм роста (за исключением однолетников-терофитов), вероятно, было уже представлено в период их возникновения — у разных предковых групп голосемянных, давших начало разным группам покрытосемянных. Палеоботанические данные свидетельствуют, что это были деревья и кустарники, «пахикаульные» и «лептокаульные» в смысле Корнера, неветвящиеся и ветвистые, прямостоячие и ползучие, и даже настоящие «бесстебельные» геофиты с вертикальным или горизонтальным корневищем. Но утверждая, что жизненные формы первичных ангиосперм были уже разнообразными, Мёузе указывает на некоторые их общие черты. Он считает, что это были многолетние растения, которые, как и их непосредственные предки, обладали способностью к вторичному приросту за счет пучкового камбия. Однако крупных жестколревесных деревьев среди этих ранних форм было мало, они по большей части имели более «скромный» облик.

Но как бы ни выглядели первенцы ангиосперм, унаследовавших форму роста от своих непосредственных предшественников, это отнюдь не исключает, по мнению Мёузе, процесса их дальнейшей диверсификации в пределах систематической группы. Поиски предковой, исходной жизненной формы для того или иного таксона — задача трудная; такая форма может быть не единственной, и это в значительной степени зависит от ранга таксона. В частности, Мёузе очень сомневается в возможности вторичного происхождения «аномальных» древесных форм от трав, например у однодольных или *Centrospermae*. Он настаивает на независимом происхождении однодольных и двудольных, считая невозможным выведение древовидных лилейных через нимфейные от магнолиевых древесных форм. Что касается различных семейств *Centrospermae*, то это, по мнению Мёузе, один из немногих так-

сонов, представляющих собой непосредственный результат диверсификации предковой формы «корнеровского» пахикаульного деревца.

Как видим, в конкретных представлениях Мёузе об отдельных группах цветковых очень много сходного со Шмидом (которого он не цитирует!). Шмид, отмечая независимость развития своих трех главных групп, не ставил и не решал вопроса о непосредственных их предках, об их единообразии или множественности. Мёузе же связал возникновение независимых линий развития жизненных форм с идеей полифилетизма.

В своей последней монографии А. Л. Тахтаджян (1970), убежденный сторовник строго монофилетического возникновения покрытосемянных, находит нужным прежде всего эту гипотезу обосновать, и делает это блестяще. Однако и у него проводится мысль о значительном разнообразии первоначально возникшей группы цветковых, в том числе и по их жизненным формам. Тахтаджян считает, что предковые группы, переходные между *Pinophyta* и *Magnoliophyta*, произрастали в виде небольших, полуизолированных, часто периферических популяций в горах, а это, с точки зрения популяционной генетики, должно было обеспечить очень высокую скорость эволюции, максимально благоприятную для крупных адаптивных новообразований. Датируя возникновение покрытосемянных по меньшей мере пермо-триасом, Тахтаджян предполагает, что к середине мелового периода они были уже значительно дифференцированы и вследствие высокой экологической пластичности вполне подготовлены к широкому расселению и адаптивной радиации в изменившихся условиях на поверхности Земли. Наиболее биологически выгодным следствием разнообразия жизненных форм для цветковых оказалась способность образовывать многоярусные сообщества, расселявшиеся уже как единое целое, т. е. способность максимально использовать жизненное пространство.

Весьма убедительно развивая идею о решающем значении явлений неотении в возникновении и дальнейшей эволюции цветковых растений, Тахтаджян показывает, что эти явления захватили не только репродуктивную, но и вегетативную сферу. Таким образом, некоторые черты жизненных форм могли оказаться на более позднем этапе эволюции менее специализированными по сравнению с исходной предковой формой, т. е. могла происходить деспециализация вследствие закрепления у потомков ювенильных структур предков. Представление о широком распространении неотенических явлений чрезвычайно важно для исследований морфогенетических рядов жизненных форм в отдельных таксонах. Оно дает возможность целенаправленного поиска и истолкования тех или иных структурных перестроек признаков вегетативной сферы в таких рядах.

Итак, мы видим, что в последних трех обсуждаемых работах речь идет об облике первичных покрытосемянных в момент их возникновения или начала их широкой экспансии. Независимо от «монофилетической» или «полифилетической» точки зрения все авторы утверждают, что эти начальные формы были разнообразны. Ни один из авторов не отрицает процессов дальнейшей диверсификации жизненных форм в пределах таксонов, уже возникших от р а з н о о б р а з н ы х предков. Понимание признаков «деревянистости» и «травянистости» у всех авторов достаточно широкое. Учитывая ранее изложенные соображения Шмида, Проханова, Шарфеттера, касающиеся не исходной жизненной формы в с е х покрытосемянных, а возможных путей трансформации жизненных форм в п р е д е л а х н ы н е с у щ е с т в у ю щ и х т а к с о н о в в течение их истории, можно с достаточной долей уверенности высказать следующие положения: 1) на разных уровнях развития отдельных таксонов, в разных сочетаниях с другими признаками могли повторно возникать отнюдь не тождественные прежним вторичные (а может быть, и «третичные») древесные и травянистые типы; 2) исходной формой небольшого, несомненно монофилетического таксона — рода или внутриродовой группы ви-

дов, могли быть как древесные, так и травянистые жизненные формы различного внешнего облика и с различной анатомической структурой.

Во всех упомянутых работах речь идет о взаимосвязи между древесными и травянистыми растениями. Однако, как упоминалось, само понятие «тра́вы» требует дальнейших уточнений и классификации. Попытки выяснить генетические отношения между разными жизненными формами трав были предприняты, в частности В. Н. Голубевым (1957, 1958, 1959, 1960, 1965), который подчеркивал «многоканальность» развития травянистых растений из древесных, возникновение их из разных исходных биоморф в различных филетических линиях, и иллюстрировал это на конкретных таксонах. Очень интересна мысль Голубева о принципиальном различии между травами с безрозеточными и розеточными побегами. Если в первом случае преобразование предковой деревянистой жизненной формы в травянистую шло по линии максимального сокращения длительности жизни годичного побега (до одного сезона), то во втором могла сохраняться дву-многолетность скелетных осей, но междоузлия предельно укорачивались, что создавало предпосылку для благополучной перезимовки побегов. Голубев считает, что розеточные травы могли возникать как от безрозеточных предковых форм, так и от розеточных древесных путем перемещения верхушечной розетки на поверхность почвы. Точно такую же идею мы находим у Шмида (1963), весьма образно описывающего, как розетка какого-нибудь древовидного *Sempervivum* «садится на землю» (см. также Lems, 1960).

Основную линию преобразований травянистых жизненных форм Голубев рисует как ряд стержнекорневые—кистекорневые—рыхлокустовые—длиннокорневищные—столонообразующие растения, допуская, однако, разнообразные отклонения, а также возможность перехода травянистых форм в отдельных таксонах в полудревесные и древесные.

Работы В. Н. Голубева теснейшим образом примыкают к работам польского ботаника А. Лукасевича. В очень интересной книге «Морфогенетические типы травянистых растений» (Lukasiewicz, 1962) Лукасевич описывает (сопровождая текст превосходными оригинальными иллюстрациями) жизненные формы более чем 500 видов многолетних трав, принадлежащих к 50 семействам (по наблюдениям в Познаньском ботаническом саду). В основу своей классификации трав он кладет три группы признаков: а) морфологическую природу многолетних органов, б) тип вегетативного возобновления, в) способ отмирания. Он различает категории ризофитов, ризокаулофитов и каулофитов. У первых многолетние органы представлены системой главного корня, обычно регулярно нарастающего в толщину за счет деятельности камбия и отмирающего от центра к периферии, что со временем приводит к частичной партикуляции. У вторых к многолетнему главному корню добавляются подземные части побегов с некоторым количеством придаточных корней; способ отмирания тот же, но отдельные части растения после распадения могут некоторое время жить самостоятельно. У третьих многолетность обеспечивается лишь специализированными, обычно подземными побегами с придаточной корневой системой, интенсивно сменяющейся в течение жизни растения; корни менее долговечны и связаны с наиболее молодыми частями побегов, а отмирание идет по системе оснований побегов от более старых к более молодым. Отметив наличие переходов между этими категориями, Лукасевич принимает гипотезу об основном направлении эволюции трав от ризофитов, через ризокаулофитов, к каулофитам, как наиболее приспособленным к среде и специализированным, с его точки зрения. В пределах каждой категории намечаются направления трансформаций от типичных форм к корнеотпрысковым и клубневым (во всех трех типах), корневищным (в типах ризокаулофитов и каулофитов), к луковичным и столонообразующим (только в типе каулофитов), а также во всех типах — от многолетних к двулетним и однолетним. В эволюционных рядах отмечается повышение интенсивности смены побегов и корней, усиление вегетативного размножения, лучшее

обеспечение запасающими органами и защитными приспособлениями в неблагоприяный период. В заключение Лукасевич связывает ризофиты как наиболее примитивный тип трав с древесными растениями и считает их производными от деревьев.

Большая заслуга А. Лукасевича в том, что он развил классификацию трав, предложенную еще Г. Н. Высоцким в 1915 г. и уточненную Л. И. Казакевичем, и придал ей отчетливую эволюционную направленность. Схема Лукасевича построена на сравнении неродственных видов, но она вполне применима и целесообразна (как и схема В. Н. Голубева) при анализе конкретных систематических групп; тогда и эволюционные отношения жизненных форм приобретают конкретный характер.

Оригинальный подход к классификации и эволюции жизненных форм мы находим в трудах Г. М. Зозулина (1961, 1968). Он придает наибольшее значение признакам, характеризующим приспособления к удержанию растительной особью площади обитания и распространению по ней. Именно эти признаки позволяют растениям существовать и расселяться в определенной ценотической обстановке. Зозулин обсуждает и показывает на схеме разнообразные пути эволюции жизненных форм в пределах четырех основных направлений — ксерогенного, криоксерогенного, криогенного и фотогенного, соответствующих основным типам климатов Земли. Конкретные преобразования жизненных форм, по Зозулину, в первую очередь идут по линии усложнения и усиления общих приспособлений к удержанию площади и расселению, т. е. от так называемых «реддитивных» («уступающих») к «реставтивным» («устойчивым») и далее к «иррумптивным» («захватывающим») жизненным формам. Это представление, как видим, имеет сходство со взглядами Лукасевича. Другие, более частные, по его мнению, пути трансформации жизненных форм заключаются в перестройке ритмики сезонного развития (от вечнозеленых к листопадным), в сокращении длительности жизни скелетных осей (от деревьев к кустарникам, кустарничкам и травам) и в преобразованиях структур травянистых растений («периодических» жизненных форм) во все более специализированные «вагативные» («блуждающие») формы. Зозулин, в частности, отмечает принципиальное отличие «периодических» трав сезонных климатов от тропических «постоянных» травянистых форм («травянистых фанерофитов» Раункиера) и подчеркивает неоднородность их происхождения.

Особняком стоит весьма интересная работа французского ботаника Манжено (Mangenot, 1969) «К вопросу о биологических типах сосудистых растений». Как известно, среди ботаников, говорящих по-французски, жизненные формы принято называть «types biologiques», и обычно под ними разумеются жизненные формы в классическом понимании Раункиера. Статья Манжено написана как размышление по поводу состоявшегося в 1965 г. в Монпелье специального коллоквиума по биологическим типам (Collóque de morphologie, Les types biologiques, 1966). В результате сравнения концепций 25 ботаников, участвовавших в этом коллоквиуме, выяснилось, что понятие «биологических типов» у большинства стало достаточно отвлеченным и «свободным», уклонившись весьма далеко от первоначального. Некоторые придают по-прежнему большое значение принципам классификации Раункиера, даже для влажнотропических ценозов, другие отрицают это значение и предпочитают чисто физиономические или более экологические классификации; но все продолжают искать новые важные признаки жизненных форм для тех или иных конкретных групп растений, и очень часто эти признаки оказываются коррелирующими с раункиеровскими типами. Из последнего факта Манжено делает справедливое заключение, что «биологические типы Раункиера соответствуют универсальной реальности», но отражают не просто приспособительные реакции, а общие эволюционные тенденции и дифференцировались еще в очень давний период истории Земли, вероятно, в девоне.

Положение почек — биологически очень важный признак, пишет Манжено, но не менее важно и общее количество почек на растении.

Поэтому он предлагает дополнить раункиеровскую классификацию понятиями «монобластических», «олигобластических» и «полибластических» фанерофитов и хамефитов, что в общем соответствует корнеровским «пахикаульным» и «лептокаульным» растениям. Моно- и олигобластические формы приурочены к тропикам и по всем показателям более архаичны, чем полибластические.

Манжено показывает в своей работе, что «инволюционные» (редукционные, — *Т. С.*) ряды (фанерофиты — хамефиты — гемикриптофиты — геофиты — терофиты; иногда за исключением последнего члена) можно обнаружить в каждой крупной группе наземных высших растений: у папоротников, плаунов, хвощей, саговников, в крупных подразделниях цветковых — в сем. *Palmae*, *Cactaceae*, *Moraceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae* и других, и даже в родах, например *Phyllanthus*, *Pachypodium* (Koechlin, 1969) и т. д. При этом вовсе не обязательна связь такого ряда с расселением и прямым приспособлением к неблагоприятным условиям. Приводимые им в качестве примеров группы цветковых как раз и подобраны из числа тропических; он подчеркивает, что разные жизненные формы из одного таксона очень часто сосуществуют в одинаковых условиях, в одном и том же ценозе, и в тропиках часто все члены родукционного ряда остаются на уровне моно- и олигобластических, т. е. не приобретают достаточной степени устойчивости к неблагоприятным воздействиям и не отражают «экологического давления» среды.

Таким образом, налицо очень древняя, повторяющаяся в истории каждого крупного таксона тенденция к «инволюции», редукции вегетативного тела. Чем же объяснить эту тенденцию? Манжено видит в ней выражение самой общей тенденции эволюции всех сосудистых растений — к ускорению онтогенетического развития, к сокращению индивидуальных циклов, и в конечном счете к более быстрому переходу особей к половому размножению и более быстрой смене поколений. Это теснейшим образом связано с энергетическим балансом особи: ускорение жизненных циклов сокращает затраты пластических веществ и расход энергии в процессе жизнедеятельности до возникновения способности производить потомство. С этим также связано повышение вариабельности, ибо происходит частичная деспециализация структуры, развитие которой останавливается на более ранних этапах. Манжено, как и А. Л. Тахтаджян, придает очень большое значение явлению неотении.

Если последователи классической концепции Раункиера видят в редукционной эволюции жизненных форм только прямую реакцию на ухудшение климатических условий, то Манжено подчеркивает, что чисто приспособительный аспект этой эволюции есть следствие упомянутой общей внутренней тенденции к «инволюции»; она позволяет растениям разных систематических групп своими «оригинальными» путями адаптироваться к новым более суровым условиям обитания.

Сходные мысли о значении убыстрения темпов онтогенеза для эволюции жизненных форм мы находим в работах А. П. Хохрякова (1969).

В работах Манжено и Хохрякова мы снова видим несколько одностороннюю переоценку редукционных процессов. А в интересном докладе И. Лемуаня (Lemoigne, 1971) о понятии «дерева» в филогенетическом плане отражен противоположный подход. Лемуань определяет дерево как наиболее высоко дифференцированный тип структуры вегетативного тела растений в пределах каждой крупной филетической линии, как выражение наилучшего использования среды в пространстве и во времени, иначе говоря — как показатель «расцвета» данного таксона в данных условиях обитания. Лемуань видит древовидные формы не только во всех филах высших растений, но и считает возможным приравнять гигантские морские водоросли с сильно расчлененным талломом к своего рода «деревьям» в пределах своих систематических групп. Однако Лемуань не отрицает и возможности вторичной редукции древесных форм и их дальнейших преобразований. В этом смысле он приближается к концепции Шмида и Проханова.

Мы не можем здесь остановиться на анализе множества новых работ, посвященных изучению конкретных путей преобразования жизненных форм в отдельных таксонах, с использованием оригинальных и важных признаков (в том числе ритма развития, строения почек и т. п.). Такие работы ведутся во многих странах и отдельными учеными, и целыми коллективами (например, школа Г. Мейзеля в Галле, школа В. К. Василевской в Ленинграде, школа И. Г. Серебрякова в Москве). Обзор этих работ — предмет особой статьи.

В заключение хотелось бы обсудить недавно появившиеся статьи Н. Н. Цвелева (1969, 1970), которые контрастно выделяются на общем фоне уже изложенных концепций и фактических данных.

Цвелев развивает идею о том, что все цветковые, во всех таксонах любого ранга, должны были развиваться одним единственным путем: от травянистых форм к древесным. Он опирается на данные по семейству злаковых, где древовидные бамбуки, хотя и представляют собой группу весьма древнюю, с примитивными признаками генеративной сферы, но, по мнению большинства авторов, приобрели древовидный облик вторично и оказались достаточно высоко специализированными по ряду вегетативных признаков.

Справедливо подчеркивая, что древность того или иного таксона не есть синоним его обязательной примитивности и что в ходе эволюции отдельные признаки оказываются часто резко разновозрастными («гетеробатмия» по А. Л. Тахтаджяну), Цвелев далее проводит мысль о том, что все наиболее древние группы цветковых с общеизвестным преобладанием в них древесных форм и примитивных признаков генеративной сферы, развились исключительно в результате очень ранней и быстрой специализации из травянистых предков и представляют собой лишь тупики эволюции. Деревья в любых таксонах, по Цвелеву, являют собой пример гипергенеза, аномального гигантизма, как у мезозойских ящеров, и фатально обречены на вымирание в случае существенного изменения условий. Пересмотрев классические доказательства «редукционной эволюции» от древесных форм к травянистым, Цвелев старается их опровергнуть. Главнейшие его аргументы сводятся к следующему: 1) травы «в среднем» менее специализированы, деревья все высоко специализированы; 2) эволюции ни в коем случае не может идти от специализированного к менее специализированному; 3) ныне живущие формы связываются друг с другом не непосредственно, а через гипотетических общих предков, но эти предки не могли быть похожи ни на один из ныне живущих таксонов и не имели с ним ничего общего (кроме травянистости!). Поэтому нельзя судить о возможных путях эволюции жизненных форм по морфогенетическим рядам современных родственных видов.

Цвелев использует для своих рассуждений главным образом не ботанические труды, а аналогии из трудов зоологов, располагающих более полным палеонтологическим материалом. При этом, ссылаясь на Симпсона (1948), он называет специализацией «. . . не удаление от определенного примитивного состояния, и не степень адаптации, а специфичность адаптации, или сужение приспособительных возможностей». Уточняя и по-своему интерпретируя это определение, он выдвигает в качестве единственного критерия специализации — неспособность данной группы растений к дальнейшей эволюции. Доказательством высокой специализации древесных форм он считает отсутствие травянистых «эволюционных потомков» у ряда вымерших, вымирающих и сужающих ареал древесных видов. Доказательств слабой специализации трав с этой точки зрения он не приводит.

Позиции Цвелева представляются нам довольно уязвимыми. Прежде всего, если критерий специализации связан с процессами несравненно более длительными, чем доступное для обозрения человечеством время, то практически вообще невозможно сказать что-либо о степени специализации любого из ныне живущих видов, и едва ли биохимия, на которую уповает автор, сможет безапелляционно предсказать, будет ли данная

группа родоначальницей чего-то нового, или исчезнет бесследно. Утверждение, что у древних деревьев нет травянистых потомков, не может считаться доказанным по логике самого же Цвелева, считающего, что потомки не могут ни в чем быть похожи на своих предков. А тогда как же узнать их среди современных трав? Но главное противоречие состоит в том, что сам Цвелев поневоле отступает от своего критерия и пользуется иным критерием специализации — структурным. В качестве одного из доказательств высокой специализации деревьев у него фигурирует высокая дифференциация их ксилемы. С этим не приходится спорить, однако с точки зрения структурной степень специализации различных травянистых растений не может быть оценена как в «среднем» слабая. У многих из них дифференциация элементов ксилемы выше, чем у древесных; резкая морфологическая дифференциация побеговой и корневой системы, «оснащенность» запасающими органами и высокий темп жизнедеятельности большинства трав также свидетельствуют не о примитивном уровне структуры. Вообще представление о травах у Цвелева весьма неконкретно. Невозможно представить себе, например, чтобы травы с жесткими сильно одревесневшими многолетними корневищами, каких множество среди розоцветных, мотыльковых и других семейств «третьей главной группы» Шмида, могли являть собой начальный этап образования древесной формы, а не результат ее редукции, ибо едва ли есть такой фактор, который заставил бы одревесневать именно подземные побеги при сохранении травянистости надземных. В то же время можно понять причины погружения деревянистых частей в субстрат в сочетании с быстрым отмиранием частей, остающихся надземными, т. е. их «отравянением». Примером может служить род *Potentilla* (Шафранова, 1968) и многие другие. Иное дело превращение надземных травянистых побегов в деревянистые: этот процесс вполне объясним физиологически и экологически и приурочен к систематическим группам, связанным с пустынями (см. выше, работы Я. И. Проханова).

Использование Цвелевым преимущественно зоологических работ и аналогий и некоторое игнорирование ботанической литературы вызывает следующие замечания. Во-первых, в ботанических работах последнего времени он нашел бы гораздо больше конкретных данных для обсуждения и гораздо больше аргументов «в свою пользу», чем в зоологических. Ведь как мы видели, очень многие авторы считают крупное дерево высокодифференцированной и малопластичной формой. Возможность выведения древесных форм из травянистых тоже признается и притом в достаточно конкретных ситуациях.[1] Во-вторых, сравнивая деревья с гипергенными формами животных, Цвелев не учитывает существеннейшей черты растительного организма — способности к вегетативному росту и новообразованию органов в течение всего онтогенеза. Огромное количество очагов меристемы, которыми обладает растительный организм, пусть даже анатомически высоко специализированный, как дерево, безусловно создает совершенно иные, чем у животных, возможности для всякого рода уклонений и надставок в онтогенезе, которые могут оказаться материалом для дальнейшей эволюции. Гипергенные формы животных, по И. И. Шмальгаузену (1940), характеризуются резкой диспропорцией в развитии разных частей тела. У растений нельзя говорить о таких диспропорциях, так как рост, ветвление, «усовершенствование» тела идут всю жизнь, и на любое воздействие в принципе возможна (хотя и не обязательна) реакция, связанная с перестройкой системы побегов и корневой системы.

Даже если считать деревья высоко специализированными (структурно), нельзя полностью исключать возможность их «деспециализации». Явления неотении как раз и демонстрируют наиболее яркое выражение

---

[1] Работа Грассла (Grassl, 1967), на которую ссылается Цвелев, поражает крайним формализмом и абиологичностью основных построений, которые представляются нам слабо аргументированными.

этого процесса. Цвелев совсем не допускает возможности эволюции по линии деспециализации. И так как он ссылается только на зоологов, то уместно привести две цитаты из замечательного труда зоолога Майра (1968): «Приобретенная специализация может быть вновь утрачена на более поздних стадиях эволюции, в результате чего может возникнуть тип, который по своим основным чертам как бы вернулся к прежнему состоянию, хотя совершенно очевидно, что он не идентичен предковому типу». Это прямо относится к «древесности» и «травянистости» растений, так как совершенно очевидно, что в разных таксонах древесные и травянистые формы несравнимы между собой и соответствуют разным уровням эволюции. Мнение ботаников на этот счет мы уже приводили. И еще из Майра: «Почти все крупные „эволюционные прорывы“ были совершены соответствующим образом преадаптированными и, следовательно, высокоспециализированными формами».

В концепции Цвелева, конечно, есть «рациональное зерно», заключающееся в признании принципиальной возможности образования древесных форм из травянистых, к чему сейчас приходят, как мы старались показать в обзоре, в той или иной форме многие ботаники. Но это, как мы видели, вовсе не требует обязательного отрицания противоположной возможности и обязательного утверждения стандартности и однонаправленности путей эволюции жизненных форм цветковых на любом ее уровне.

И, наконец, об отрицании Цвелевым возможности использования модельных морфогенетических рядов ныне живущих родственных видов для оценки и объяснения процессов преобразования жизненных форм в ходе эволюции. Едва ли это справедливо. Ведь метод таких рядов издавна и широко используется в филогенетической систематике для описания эволюции самых разнообразных признаков — строения генеративных органов, анатомии стеблей и листьев, даже физиологических и биохимических особенностей отдельных групп. Признаки структуры вегетативных органов, характеризующие габитус растений, не представляют исключения. При недостатке палеоботанического материала сравнительно-морфологический и сравнительно-онтогенетический методы остаются в качестве ведущих и достаточно надежных.

ЛИТЕРАТУРА

Гатцук Л. Е. (1967). Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 2. — Гатцук Л. Е. (1970). Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.). Канд. диссерт. М. — Голубев В. Н. (1957). О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 62, 6. — Голубев В. Н. (1958). О морфогенезе жизненных форм травянистых растений Западной Сибири. ДАН СССР, 120, 1. — Голубев В. Н. (1959). О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией. Бот. ж., 44, 12. — Голубев В. Н. (1960). К вопросу о классификации жизненных форм. Тр. Центр.Черноз. гос. заповедн., 6. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Зозулин Г. М. (1961). Система жизненных форм высших растений. Бот. ж., 46, 1. — Зозулин Г. М. (1968). Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений. Бот. ж., 53, 2. — Майр Э. (1968). Зоологический вид и эволюция. — Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. Нов. мем. МОИП, 19. — Попов М. Г. (1948). Род *Erigeron* L. в горах Средней Азии. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 7. — Проханов Я. И. (1965а). Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы). В сб.: Проблемы филогении растений. Тр. МОИП, 13. — Проханов Я. И. (1965б). Эволюция листа деревянистых двудольных растений. В сб.: Проблемы филогении растений. Тр. МОИП, 13. — Проханов Я. И. (1965в). Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение. В сб.: Проблемы филогении растений. Тр. МОИП, 13. — Серебряков И. Г. (1954). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. МГПИ им. Потемкина, 37, каф. бот., 2. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы

высших растений и их изучение. Полев. геоботаника, 3. — Серебряков И. Г. (1968). Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных. Рефераты докл. Всес. межвуз. конф. по морфол. раст. МГУ. — Симпсон Д. Г. (1948). Темпы и формы эволюции. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Хохряков А. П. (1969). О взаимосвязи биохимической и биоморфологической эволюции растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 4. — Цвелев Н. Н. (1969). — Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 54, 3. — Цвелев Н. Н. (1970). О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Шафранова Л. М. (1968). Пути трансформации кустарниковой жизненной формы в роде лапчатка (*Potentilla* L. s. l.), Реф. докл. Всес. межвуз. конф. по морфол. раст. МГУ. — Шмальгаузен И. И. (1940). Пути и закономерности эволюционного процесса. — Collóque de morphologie (Les types biologiques), organisé à Montpellier les 5—6 avril 1965 par L. Emberger. Mem. Soc. Bot. France. (1966). — Corner E. S. H. (1949). The Durian-Theory of the origin of the modern tree. Ann. Bot. N. S., 3, 52. — Corner E. S. H. (1953—1954). The Durian-Theory extended. Phytomorphology, 4, 3—4. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. — Grassl O. (1967). Phylogenetic concept and the archetype of the Magnoliophytes. Taxon, 16, 5. — Hallier H. (1901). Ueber die Verwandtschafts-verhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abh. naturwiss. Verein Hamburg, 16 (2). — Hallier H. (1905). Provisional scheme of natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytologist, 4. — Hallier H. (1912). L'origine et le systéme phyletique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Neerl., ser. 2, 1. — Hansen H. M. (1956). Life-forms as age indicators. — Koechlin J. (1969). Contribution à l'étude morphologique du genre *Pachypodium*. Adansonia, ser. 2, 9, 3. — Lemoigne Y. (1971). Réflexions sur le concept «arbre» dans une perspective phylogénétique. C. r. 94-e Congr. nat. Soc. savantes, Pau, 1969. — Lems K. (1960). Botanical notes on the Canary islands. II. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. Ecology, 41, 1. — Łukasiewicz A. (1962). Morphologiczno-rozwojowe typy bylin. — Mangenot G. (1969). Reflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea, 24, 2. — Meeuse A. D. J. (1967). Again: the growth habit of the early angiosperms. Acta Bot. Neerl., 16, 2. — Scharfetter R. (1953). Biographien von Pflanzensippen. — Schmid E. (1956). Die Wuchsformen der Dicotyledonen. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich. — Schmid E. (1957). Ein Vergleich der Wuchsformen im illyrischen Buchen- und Laubmischwald. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich. — Schmid E. (1963). Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 73. — Simpson G. G. (1953). The major features of evolution. — Sinnott E. W. a. I. W. Bailey. (1914). The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. Ann. bot., 28. — Sinnott E. W. a. I. W. Bailey. (1922). The significance of the «foliar ray» in the evolution of herbaceous angiosperms. Ann. bot., 36. — Stebbins G. L. (1965). The probable growth habit of the earliest flowering plants. Ann. Missouri bot. gard., 52, 3.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

(Получено 5 VII 1971).

SUMMARY

The article presents a critical survey of the most significant publications on the problem of the flowering plants life forms evolution during the last decade. It is shown that the widespread conception of the main trend of this evolution — from trees to herbs — has undergone substantial modifications. The main reason for this is the profound study of a large complex of characters, describing life forms. Many scientists independently come to conclusion that large holoxyl trees are not the initial form among angiosperms, but a rather highly differentiated secondary life form, which originated as result of transformation of ancestral axyl and olygoxyl forms, posessing a number of primitive characters. The general pattern of the evolution course of angiosperm life forms is made up of «ascending» and «discending» lines. However, the ways of rising of concrete life forms are not standard, and may differ for different recent taxa. Woody and herbaceous forms can more than once originate one from another in the course of evolution of the taxon, which does not contradict with the principle of irreversibility of evolution.

УДК 58.581.14 : 581.526.425

М. Г. Агаев

РЕАГИРОВАНИЕ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ НА ПОВЫШЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

M. G. AGAEV. THE REACTION OF ANNUAL PLANTS ON THE INCREASE OF POPULATION DENSITY

Рассматривается мало исследованный вопрос о реакциях однолетников на изменение популяционной плотности. Приводятся новые факты и по новому освещаются некоторые закономерности реагирования однолетних растений на увеличение плотности насаждения. В частности, доказывается, что реакция по темпам генеративного развития разных видов однолетников на загущение насаждения неодинакова. На этой основе показывается возможность дробной классификации однолетников по особенностям реагирования на изменение плотности популяции. Обосновывается необходимость широкого сравнительного изучения и эволюционной интерпретации неэквивалентности однолетних растений в рассматриваемом отношении.

Для глубокого познания целого ряда жизненных явлений основополагающее значение имеет разностороннее изучение свойств популяций.

Популяции — это относительно обособленные единицы в пределах вида, занимающие определенные участки его ареала, способные к самовоспроизведению, а при определенных условиях и к самостоятельной эволюции. Популяции являются многокачественными системами, поэтому их изучение не укладывается в рамки какой-либо одной частной биологической дисциплины.

Популяции представляют собой единицы части населения вида, поэтому в качестве фундамента общей теории популяций, по-видимому, можно рассматривать лишь популяционную демографию, призванную заниматься изучением тех закономерностей «популяционной жизни», которые связаны с возрастным составом, размножением и взаимоотношениями особей, численностью, плотностью, элиминацией и другими параметрами популяционных систем. Среди демографических характеристик популяций особо важное место занимает популяционная плотность, т. е. число особей на единицу площади, используемой популяцией. С одной стороны, особенности многих параметров популяций (численность, возрастной состав и т. п.) и их характеристик (скорость развития, плодовитость и другие характеристики особей) контролируются факторами, зависящими от плотности, а с другой — действие этих факторов способствует сохранению в популяции постоянной плотности или ее изменению.

Из числа факторов, зависящих от плотности популяции, особый интерес представляет внутривидовая конкуренция[1] (выступающая в роли

[1] В понятие конкуренции биологами вкладывается весьма различный смысл. Поэтому считаем нужным подчеркнуть, что конкуренцию мы рассматриваем как неблагоприятные взаимовлияния сообитающих организмов, имеющих общие потребности, которые, во-первых, возникают из-за их активных действий, направленных на получение одних и тех же источников существования и размножения в количествах, обычно превышающих имеющиеся возможности. При составлении данного определения использованы представления о процессе конкуренции В. Н. Любименко и др. (1925), Клементса и Шелфорда (Clements, Shelford, 1939), Мильна (1964), В. С. Ипатова (1970) и ряда других авторов. Однако последствия конку-

главной движущей силы внутривидового естественного отбора), от которой в свою очередь зависит ряд характеристик как популяций, так и их компонентов. Конкуренция является активной формой жизненного состязания. Принято считать, что напряженность конкурентных отношений возрастает с увеличением плотности населения. И действительно, многочисленные факты бесспорно свидетельствуют в целом в пользу этой закономерности. Однако та или иная степень напряженности внутривидовых взаимовлияний обусловливается не только уровнем популяционной плотности, но и интенсивностью процессов роста особей и другими причинами.

Так, фактический материал, имеющийся в лесоводственной литературе, показывает, что чем лучше почвенно-грунтовые и климатические условия, тем энергичнее идет изреживание одновидовых древостоев (в связи с обострением внутривидовой борьбы), тем меньше деревьев остается в определенном возрасте на единице площади (Морозов, 1926, и др.). В модельных опытах В. Н. Сукачева (1941) с коноплей (*Cannabis sativa*) напряженность интерферентных отношений в насаждениях одинаковой плотности на удобренной почве также оказалась более высокой, чем на неудобренной. Аналогичные результаты также получены К. М. Завадским (1954) в опытах как с однолетними, так и многолетними растениями.

С первого взгляда кажется, что интенсивная интерференция должна была иметь место в насаждениях, находящихся в менее благоприятных внешних условиях. Если же вдуматься в описанное явление, как подчеркивает Сукачев (1928, 1941), то обострение активного состязания по мере оптимизации условий жизни станет понятным; чем лучше среда для растений, тем пышнее они развиваются, а следовательно сильнее взаимодействуют друг с другом (как прямо, так и посредством трансформации среды) в борьбе за пространство и средства к жизни. В итоге взаимное угнетение компонентов насаждения начнется раньше и будет осуществляться в обостренной форме. Все это приводит к тому, что более благоприятные экологические условия нередко повышают интенсивность элиминации с возрастом.

В 1941 г. появилась интереснейшая работа В. Н. Сукачева «О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие». В этой работе впервые применительно к растительным объектам было сформулировано следующее положение: традиционные подходы к изучению внутривидовых конкурентных отношений, а именно — анализ закономерностей процесса конкуренции растений из-за жизненных средств и его механизмов, а также изучение причин «победы» одного растения над другим (т. е. исследование «вооруженности» растения в борьбе за существование) далеко не достаточны для понимания хода и исхода конкуренции. Для этого, в частности, необходим еще эволюционный подход. Сукачев (1941 : 754) отметил, что до сих пор не было ясного эволюционного подхода к изучению состязания «растений из-за средств жизни, не ставился четко вопрос, как исторически выработалось наблюдаемое поведение данного растения в борьбе за существование».

В указанной работе Сукачева приведен ряд доказательств актуальности изучения эволюционного аспекта проблемы внутривидовой конкуренции. Прежде всего большого внимания заслуживают факты различного реагирования однолетников и многолетников на увеличение плотности населения и усиление интенсивности конкуренции. В частности, давно известно, что многие однолетние растения в густых культурах

ренции без проведения специальных исследований часто трудно отличить от результатов действия некоторых других причин (аллелопатия и т. п.). В этой связи мы, вслед за Харпером (1964 : 11), решили пользоваться «менее спорным термином... интерференция для обозначения тех неблагоприятных взаимовлияний, которые возникают при наличии близких соседей (обычно среди организмов, находящихся на одном и том же трофическом уровне)».

зацветают и дают зрелые плоды раньше, чем в разреженных культурах. При этом не только отдельные фенофазы наступают раньше, но и их продолжительность сокращается. Луговые же растения с многолетним циклом развития при разреженном произрастании обычно зацветают на второй, а иногда даже в первый год жизни, а в густом травостое они целый ряд лет могут оставаться в вегетативном состоянии, не переходя к цветению. Кроме того, лесоводами давно подмечено, что деревья, растущие на свободе, начинают плодоносить значительно раньше, чем в сомкнутом древостое.

Обобщая литературные сведения и результаты собственных исследований, Сукачев указывает, что загущение насаждений сказывается поразному на развитии однолетних и многолетних растений: у первых оно, как правило, ускоряет развитие, а у вторых — замедляет его. Согласно Сукачеву (1941 : 753), «различное поведение в борьбе за существование одно- и многолетних растений надо рассматривать как адаптивное свойство, исторически выработанное, путем естественного отбора. У однолетних растений при грозящем им снижении жизнедеятельности или даже гибели полезна способность ускорять свое развитие для обеспечения себя потомством, многолетним же растениям было более целесообразно выработать способность к задержке своего развития, чтобы перенести неблагоприятные условия в малоразвитом состоянии».

Исходя из эволюционной точки зрения, Сукачев (1941 : 754) справедливо отмечал, что в отдельных случаях различий между одно- и многолетними растениями по реагированию на возрастание плотности стояния «может и не оказаться». Это будет наблюдаться тогда, когда в условиях жизни тех или иных форм растений не было естественного отбора, связанного с выработкой целесообразных форм реагирования на обострение внутривидовой борьбы. В пользу данного предположения Сукачев привел один единственный факт, известный из сельскохозяйственной практики, а именно: отсутствие ускоряющего влияния загущения насаждений кукурузы на ее развитие. Этот факт в свете эволюционного подхода к рассматриваемой проблеме вполне понятен, ибо «кукуруза — своеобразный однолетний вид, возникший в культуре, которая для нее не бывает очень густой» (Сукачев, 1941 : 754).

Однако в более поздних работах Сукачева (1953, 1956 и др.), а также в работах многих других авторов (Работнов, 1950; Дылис и др., 1964, и др.) даже не упоминается об относительном характере различий между однолетними и многолетними растениями по их реагированию на изменение плотности насаждений. Иначе говоря, в этих работах определенный тип зависимости развития особей от плотности населения без достаточных оснований рассматривается в качестве универсальной черты, присущей абсолютно всем однолетним или многолетним растениям. Это говорит о том, что сформулированный в 1941 г. Сукачевым эволюционный аспект проблемы внутривидовой конкуренции в мире растений нуждается в дальнейшем обосновании и широкой разработке.

В связи со сказанным в настоящее время одной из первоочередных задач популяционной фитодемографии следует считать выявление неэквивалентности (индивидуальности) видов как среди однолетних, так и многолетних растений по реагированию на изменение плотности населения и напряженности интерферентных отношений.

Теперь отметим хотя бы некоторые экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что однолетние растения на увеличение плотности насаждений реагируют не только ускорением (как это принято считать), но и замедлением темпов генеративного развития. Такого рода материалы имеются в работах целого ряда авторов (Probst, 1945; Kohnke, Miles, 1951, Putt, Fehr, 1951; Painter, Leamer, 1953; Полипенко, 1954; Айходжаев, 1956, 1958; Buntig, Willey, 1959; Папонов, 1959, 1962а, б; Добренова, 1965, 1967, и др.). Однако из литературных сведений наибольший интерес, на наш взгляд, представляют данные А. Н. Папонова, полученные в модельных опытах, проводившихся им в течение ряда лет под Моск-

вой с однолетними растениями с целью анализа влияния загущения насаждений на их темпы развития.

В опытах А. Н. Папонова однолетние растения целого ряда видов (*Centaurea cyanus, Zea mays, Papaver somniferum, Cucumis sativus, Borago officinalis, Helianthus annuus, Tagetes erecta* и др.) в разреженных насаждениях развивались быстрыми темпами, а в загущенных насаждениях у них развитие, наоборот, замедлялось.[1] Особенно сильное ингибирующее влияние загущения насаждений на развитие было обнаружено у бархатцев — *Tagetes erecta* и подсолнечника — *Helianthus annuus*; это, вероятно, является следствием того, что в условиях культуры им всегда представлялись большие площади питания, которые ведут к резкому ослаблению конкуренции. Поэтому в их популяциях отбор на приспособление к резкому повышению напряженности внутривидовой конкуренции не протекал.

Итак, анализ литературных материалов, вопреки широко распространенному мнению, свидетельствует о существовании среди однолетников двух групп видов, особи которых по-разному реагируют на загущение. Растения первой группы видов (или внутривидовых форм) на загущение реагируют ускорением развития: они по темпам развития обладают положительным «эффектом группирования», а растения второй группы видов (или внутривидовых форм) на загущение реагируют замедлением развития: по темпам развития они обладают отрицательным «эффектом группирования».[2]

Учитывая исключительную ограниченность имеющихся в литературе сведений об неэквивалентности однолетников по характеру зависимости их развития от плотности популяции, нами в 1954—1970 гг. в Дагестанской АССР и в Ленинградской области проводились опыты с однолетними (преимущественно культурными) растениями свыше 10 видов.

Особи большинства подопытных объектов (*Brassica oleifera, Camelina sativa, Hordeum sativum, Sisymbrium loeselii, Spinacia oleracea, Triticum aestivum* и др.) на загущение обычно реагировали ускорением развития. У этих растений различия между вариантами густоты по срокам перехода в репродуктивную фазу нередко проявлялись слабее, чем по срокам созревания. Однако характер эффекта группирования у отдельных видов данной группы в некоторых случаях может модифицироваться в зависимости от условий внешней среды. Например, в наших опытах рапс (*Brassica oleifera*) и рыжик (*Camelina sativa*) на загущение реагировали двояко: ускорением темпов развития в условиях водного дефицита и замедлением в условиях избыточной влажности. Из сказанного следует, что для правильного определения типа зависимости развития однолетников от плотности насаждения необходимо, во-первых, учитывать у подопытных растений не только сроки наступления и осуществления репродуктивной фазы, но и сроки завершения жизненного цикла и, во-вторых, проводить опыты с разными вариантами густоты одних и тех же объектов в разных географических пунктах, а также на различных экологических фонах.

Из наших подопытных однолетников на загущение замедлением развития реагировали кукуруза (сорт ВИР-42), подсолнечник (сорт Армавирский-3497), соя культурная (сорта Амурская-42, Великолукская-40, Рязанская-1 и др.) и фасоль обыкновенная (сорт Белорусская-288). Наши данные по кукурузе и подсолнечнику совпадают с многочисленными литературными материалами. Поэтому их мы не будем рассматривать. Что касается сведений по сое, то они весьма малочисленны и фрагментарны. Данные же для фасоли, по всей вероятности, являются совсем

[1] Наибольший интерес представляют данные по подсолнечнику. Культурный подсолнечник — типичное однолетнее растение. Его ближайшие сородичи (относящиеся к видам *Helianthus annuus* и *H. lenticularis*), обитающие в диком состоянии в США, также являются однолетниками (Жуковский, 1964).

[2] Термин «эффект группирования» предложен Грассе и Шовеном (Grassé, Chauvin, 1944) для обозначения последствий воздействия плотности популяции на составляющих ее особей.

новыми. В этой связи попытаемся подвести некоторые итоги опытов в основном с последними двумя объектами.

Первый ориентировочный опыт с соей проводился в 1960 г. в Махачкале. В качестве объекта исследования использовался сорт Амурская бурая из Амурской области. В разных вариантах густоты площадь питания на одно растение изменялась от 30 до 1500 см^2. В этом опыте цветение в самом загущенном варианте в сравнении с наиболее разреженным вариантом началось с опозданием на 7 дней. Подопытные растения зацвели в первом случае за 20 дней, а во втором за 12 дней. Таким образом, в рассматриваемом опыте соя на загущение реагировала замедлением темпов развитии и увеличением продолжительности перехода насаждения из вегетативного в генеративное состояние.

В 1962 и 1963 гг. опыты с соей проводились в Петродворце. В этих опытах, во-первых, подтвердились результаты, полученные в Махачкале, во-вторых, различия в развитии сои как между вариантами, так и в пределах каждого варианта густоты под Ленинградом проявились гораздо резче, чем в условиях равнинной зоны Дагестана (табл. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 1

Влиявие густоты посева на развитие сои (сорт Рязанская-1, данные 1962 г.)

Густота посева в см	Число растений в опыте	Число дней от появления всходов до цветения		Продолжительность цветения в днях	Процент растений к концу опыта				
		первого растения	последнего растения		с крупными зелеными плодами	с недоразвитыми плодами	в фазе цветения	в фазе бутонизации	в вегетативной фазе
50×50	100	44	60	16	80.0	20.0	—	—	—
25×25	150	46	66	20	62.5	28.0	9.5	—	—
12×12	200	49	77	28	—	60.0	30.0	10.0	—
6×6	225	55	—	∞	—	4.5	64.3	26.7	4.5
3×3	344	63	—	∞	—	—	43.1	31.9	25.0

Как следует из табл. 1 и 2, в загущенных посевах развитие сои сильно задержалось, причем это задерживающее воздействие повышенной плотности насаждения на развитие проявилось как в цветении, так и в плодообразовании. Загущение влияло также на темп зацветания растений

ТАБЛИЦА 2

Влияние густоты посева на развитие сои (сорт Амурская-42, данные 1963 г.)

Густота посева в см	Число растений в опыте	Число дней от появления всходов до цветения		Продолжительность цветения в днях	Процент растений к концу опыта						
		первого растения	последнего растения		с сухими плодами	с пожелтевшими плодами	с крупными зелеными плодами	с недоразвитыми плодами	в фазе цветения	в фазе бутонизации	в вегетативной фазе
50×50	76	42	60	18	100	—	—	—	—	—	—
25×25	100	44	64	20	90.0	10.0	—	—	—	—	—
12×12	112	48	89	41	—	75.9	17.8	6.3	—	—	—
6×6	180	56	—	∞	—	—	15.0	38.9	41.1	5.0	—
3×3	125	69	—	∞	—	—	6.4	31.2	24.8	20.0	17.6

в насаждении, т. е. по мере загущения процесс перехода растений из вегетативного в генеративное состояние растягивался. Более того, в наиболее загущенных вариантах (6×6 см и 3×3 см) развитие задержалось до такой степени, что у части особей до конца опыта продолжалась вегетативная фаза. Особо нужно отметить, что при загущении насаждений у сои замедлялись темпы развития всех подопытных особей, но в разной степени.

Для опыта 1962 г. в качестве объекта исследования использовался скороспелый сорт Рязанская-1, выведенный А. П. Клыковым в Рязанской области. Несмотря на скороспелость подопытного сорта, темпы развития сои даже при почти свободном стоянии растений оказались весьма низкими, так как в 1962 г. в Ленинградской области в течение всего вегетационного сезона была низкая температура и избыточная влажность. Поэтому все подопытные растения в момент наступления осенних заморозков (третья декада сентября) еще продолжали вегетировать.

В 1963 г. опыт с разными вариантами густоты посева сои был повторен. На этот раз опыт проводился с тремя дальневосточными среднеспелыми сортами (Амурская-41, Амурская-42 и Салют-216). Посев был подзимним; для него использовались семена репродукции г. Махачкалы. Тепловой и водный режимы вегетационного сезона 1963 г. были благоприятны для развития сои. В этом опыте у растений всех подопытных сортов обнаружены сходные различия по фенологии в зависимости от плотности насаждении. В табл. 1 и 2 приводятся материалы, показывающие (на примере одного сорта) замедление темпов развития сои по мере увеличения густоты посева.

Результаты описанных опытов с соей доказывают, что высокая плотность населения может оказывать сильнейшее тормозящее воздействие на генеративное развитие особей этого однолетника. Следовательно, сою с успехом можно использовать как весьма удобный объект для анализа тормозящего влияния плотности населении на развитие однолетних растений не только в плане популяционной фитодемографии, но и популяционной фитофизиологии.

Известно, что степень задержки развития растений в насаждениях в некотором смысле может служить мерой интенсивности конкуренции (Харпер, 1964). В этой связи замедление темпов развития сои по мере загущения ее посевов, вероятно, можно рассматривать как следствие обострения конкуренции между сообитающими растениями за свет, минеральные вещества и воду. По-видимому, в наших модельных опытах с соей в ее загущенных насаждениях доминирующим фактором конкуренции был свет, а из компонентов минерального питания — азот. Об обострении конкуренции за свет говорят следующие данные: во-первых, соя — растение исключительно светочувствительное (Gaertner, Braunroth, 1935; Borthwick, Parker, 1939; Енкен, 1959, и др.); во-вторых, морфологические особенности надземных органов сои (большая фотосинтезирующая поверхность, довольно высокая облиственность, расположение листьев в горизонтальной плоскости и т. п.) таковы, что в условиях загущения резко повышается процент перехвата света листьями верхнего слоя травостоя; в-третьих, в загущенных насаждениях сои преждевременно отмирают листья нижних ярусов. Следует также иметь в виду, что согласно новейшим данным (Дональд, 1964, и др.), в гуще посевов и в глубине естественного травяного покрова света так же мало, как в лесных сообществах.

В пользу мнения о неизбежности обострения в густых посевах сои конкуренции за азот можно привести также ряд доводов. В частности, известно, что короткодневные растения для быстрого развития нуждаются в повышенных дозах азота (Бородина, 1931; Deffer, 1940; Чайлахян, 1942, 1945а,б, и др.). А соя как раз относится к короткодневным растениям. Описанные опытные посевы сои производились на суглинистой почве (со средним уровнем плодородия), в которую (перед посевом) было внесено ограниченное количество минеральных и органических

ТАБЛИЦА 3

Развитие и элиминация фасоли в зависимости от густоты посева (данные 1970 г., посев 22 VII)

Густота посева в см	Число дней от появления всходов до начала цветения	Число растений к концу опыта	Процент растений к концу опыта					
			с недоразвитыми плодами	цветущие	с крупными бутонами	с мелкими бутонами	с зачаточными бутонами	погибшие во взрослом состоянии
25×25	18	114	31.6	54.4	7.0	5.3	1.7	—
12×10	18	124	43.5	46.8	6.5	1.6	1.6	—
12×5	18	130	12.3	64.6	6.2	9.2	6.2	1.5
6×2	20	272	9.6	58.8	6.6	5.9	13.2	5.9
3×1	23	300	3.3	43.3	8.7	12.0	17.3	15.3

удобрений. В связи с тем, что соя была хорошо обеспечена водой и находилась и условиях длинного дня, в загущенных вариантах значительная часть особей вегетировала до наступления осенних холодов. Это также не могло не привести к повышению потребности растений в азоте и увеличению напряженности конкуренции за него. Наконец, в годы проведения опытов на корнях сои клубеньковые бактерии не развивались. Поэтому соя в загущенных посевах была совсем лишена возможности получать азот за счет его симбиотической фиксации.

Нам представляется, что изложенные материалы и соображения убедительно свидетельствуют в пользу того, что соя на загущение реагирует замедлением темпов развития. Эти данные представляют значительный интерес, так как и культурная соя, и ее предполагаемый предок (дикорастущая уссурийская соя) являются настоящими однолетниками (Morse, 1950; Енкен, 1959; Жуковский, 1964, и др.).

Опыты с фасолью обыкновенной проводились в 1968—1970 гг. в Петродворце. Объектом служил скороспелый сорт Белорусская-288, ее однолетняя кустовая форма. В этих опытах фасоль на загущение реагировала замедлением темпов развития.

В табл. 3 и 4 представлены результаты опыта с фасолью, заложенного 22 VII 1970. Цветение у подопытных растений отмечалось до их повреждения заморозком в ночь с 27 на 28 IX. Из табл. 3 и 4 видно, что у фасоли при уменьшении площади питания до 12×5 см и особенно по мере дальнейшего загущения насаждений развитие затормаживается, темпы зацветания снижаются, а элиминация, вызываемая обострением интерференции, возрастает.

На основании изложенных данных можно считать, что однолетняя кустовая форма фасоли обыкновенной относится но второй группе однолетников, развитие которых замедляется при повышении плотности населения.

ТАБЛИ

Ход зацветания фасоли в насаждениях

Густота посева в см	Число растений в опыте	Число зацветших растений	Даты				
			14 VIII	15 VIII	16 VIII	17 VIII	18 VIII
			процент цв				
24×25	114	98	1.8	5.3	10.5	26.3	50.9
12×10	124	112	3.2	14.5	25.8	43.6	53.2
12×5	130	100	1.5	1.5	6.2	9.2	33.8
6×2	272	186	—	—	1.5	7.4	22.8
3×1	300	140	—	—	—	—	—

Таким образом, как литературные данные, так и результаты наших модельных опытов согласно свидетельствуют о наличии среди однолетних растений двух больших групп форм с рвзными типами реагирования особей на изменение плотности популяции. На загущение насаждений однолетники первой группы реагируют ускорением, а второй группы — замедлением темпов развития. Следовательно, так называемое «правило Сукачева» (см. Завадский, 1954) о различии между однолетниквми и многолетниками по типу их реагирования (посредством изменения темпов развития) на увеличение плотности населения носит не общий, а частный характер.

Между растениями указанных групп однолетников может и не быть четких границ. Вероятно, далеко не всегда можно точно определить принадлежность данных однолетних форм растений к той или иной группе однолетников по их реагированию на загущение. Возможны такие случаи, когда растения по одним показателям (фенофазам) развития могут быть отнесены в первую группу, а по другим — во вторую группу. К примеру, томаты в опытах А. Н. Папонова (1962б) в условиях загущения замедляли развитие по срокам цветения, но при этом ускорялось созревания плодов. Более того, тип реагирования однолетников на загущение может модифицироваться в зависимости от внешних условий, степени плотности населения и других причин. По-видимому, некоторая противоречивость литературных сведений о характере реагирования многих однолетников на загущение отчасти является следствием модификации типа зависимости их темпов развития от популяционной плотности.

По мнению Харпера (1964 : 44, 50), растения на изменение плотности в основном реагируют двумя способами: «снижением вероятности выживания» и «пластическим изменением развития». Соответственно он среди растений различает два типа видов, в большинстве случаев проявляющие «противоположные реакции организмов на изменение плотности». Харпер считает, что «пластическую реакцию на загущение можно рассматривать как один из механизмов сохранения генотипов в популяции, тогда как гибель в результате загущения служит механизмом, обеспечивающим довольно быструю элиминацию определенных генотипов из популяции».

Нам представляется, что упомянутые механизмы свойственны всем видам высших растений, но развиты они в разной степени, т. е. у одних видов сильнее развит первый механизм, а у других — второй. Однако в условиях, благоприятных для интенсивного роста, в насаждениях видов с сильно выраженной пластической реакцией на загущение также может происходить интенсивная гибель, вызываемая усилением взаимодействий между растениями. Ярким примером таких видов может быть *Chenopodium album* (Завадский, 1954). Кроме того, пластическая реакция на повышение пяотности, проявляющаяся у однолетников в форме замедления темпов развития, ведет к тому, что значительная часть выживших особей не участвует в осуществлении видовой функции, т. е. не оставляет по-

...а 4

...зной плотности (данные 1970 г., посев 22 VII)

...цветания								
...9 VIII	20 VIII	21 VIII	22 VIII	23 VIII	24 VIII	25 VIII	26 VIII	27 VIII
...щих растений								
73.7	77.2	78.9	80.7	82.4	84.2	84.2	84.2	86.0
70.9	74.2	75.8	79.0	82.3	82.3	87.1	87.1	90.3
56.9	64.6	67.7	70.8	72.3	73.8	75.4	75.4	76.9
38.9	46.3	55.9	61.8	63.2	65.4	66.9	67.6	68.3
4.0	10.7	16.7	26.7	31.3	36.0	40.3	43.7	46.7

томства. Следовательно, в данном случае пластическая реакция служит механизмом, обеспечивающим действие естественного отбора. Вероятно, Харперу следовало бы учитывать неоднотипность самой пластической реакции у различных видов, а также разную степень ее выраженности. Все же, несмотря на высказанные замечания, точка зрения Харпера представляет несомненный интерес, так как она акцентирует внимание на необходимость изучения реакций растений на загущение в эволюционном плане.

Однолетние растения весьма разнообразны по морфо-физиологическим, экологическим и другим характеристикам. Это обстоятельство позволяет предположить, что различные однолетние формы растений в пределах обеих основных фитодемографических групп однолетников также неэквивалентны по реагированию как на загущение, так и на чрезмерное загущение насаждений. Вероятно, в составе каждой из основных групп однолетников путем сравнительного анализа (в различных условиях внешней среды) закономерностей реагирования особей на изменение плотности населения могут быть выявлены соответствующие подгруппы однолетних растений (группы второго порядка). В этой связи встает новая задача относительно более дробной классификации однолетников по особенностям их реагирования на изменение плотности стояния.

В пользу наличия среди представителей больших групп однолетников мелких фитодемографических единиц можно привести множество фактов, но ограничимся лишь отдельными примерами.

По данным Сукачева (1953, 1956), различные виды однолетних растений обладают разной способностью выносить загущение. Формы, которые выработались в загущенных культурах, оказываются более выносливыми. Так, при площади питания, равной 3×3 см, особи у таких растений как гречиха посевная *Fagopyrum sagittatum*, лен-долгунец *Linum usitatissimum*, горец льняной *Polygonum linicola* и торица льняная *Spergula linicola* не элиминируются. При этой же площади питания величина элиминации особей составляет у конопли *Cannabis sativa* 15—28%, а у метлицы полевой *Apera spica-venti* до 20%. Хотя эти данные не вполне сравнимы, но все же они отчасти говорят о том, что неэквивалентность видов однолетников по реакции на повышение плотности населения обнаруживается не только при анализе их развития, но и элиминации.

В опытах А. Н. Папонова василек *Centaurea cyanus* и мак *Papaver somniferum* на уменьшение площади питания (до 6×6 см) реагировали ускорением темпов развития. Однако при дальнейшем загущении (3×3 см) они замедляли темпы развития. Следовательно, эти растения первой группы слабо приспособлены к повышению плотности населения. По этой причине в условиях перенаселенности у них темпы развития не только не ускоряются, но даже замедляются. В отличие от них у ибериса однолетнего *Iberis amara* по мере загущения имело место прогрессирующее ускорение развития.

В естественной обстановке также иногда наблюдаются ситуации, когда некоторые однолетние растения первой группы на чрезмерное загущение травостоя реагируют торможением развития. Такого рода явление обнаружено в северо-западных районах США, где на участках с чрезмерным выпасом костер кровельный *Bromus tectorum* образует чистые травостои. По свидетельству Вальтера (Walter, 1964), если особи этого однолетника не испытывают сильной конкуренции, они развиваются и размножаются быстро. Но когда на ограниченной площади произрастания в густой заросли чрезвычайно сильно сказывается влияние внутривидовой конкуренции, тогда у угнетенных особей отношение между анаболизмом и катаболизмом становится все более неблагоприятным; в результате этого растения не цветут и не плодоносят; в конце концов вся заросль отмирает.

В наших опытах с однолетними растениями первой группы получены новые данные, отчасти проливающие свет на некоторые функциональные

основы неэквивалентности однолетников по реагированию на загущение. В частности, между способностью растений к ветвлению (кущению) и степенью их реагирования на загущение обнаружена определенная зависимость. Так, ультраскороспелые сорта (Прелюд и др.) яровой мягкой пшеницы, по сравнению с позднеспелыми сортами (Мильтурум-321 и др.), гораздо слабее реагируют на загущение. Как оказалось, это в значительной мере связано с тем, что первые обладают весьма низкой, а вторые — высокой энергией кущения. Известно, что кущение в свою очередь влияет на генеративное развитие: чем интенсивнее идет кущение (ветвление), тем репродуктивная фаза наступает позже (Пиневич, 1947; Миллер, 1948, 1949; Владимиров, 1958; Dang, 1959; Разумов, 1961, и др.).[1] У скороспелых пшениц даже в разреженных посевах кущение идет слабо, поэтому повышение плотности насаждения на развитии сказывается относительно слабо. У позднеспелых же пшениц в разреженных посевах имеет место интенсивное кущение, что ведет к резкой задержке начала репродукции и сильному удлинению вегетационного периода. При загущении, наоборот, кущение почти отсутствует, рост сильно ограничивается, а зато ускоряется развитие нередко единственного главного стебля. В итоге различия в скорости развития между вариантами густоты в опытах с позднеспелыми пшеницами оказываются значительно более резкими, чем в опытах со скороспелыми пшеницами.

Интересные результаты дали наши опыты, проведенные в 1968—1970 гг. с льном-долгунцом (сорт Л-1120), который оказался весьма удобным объектом для изучения ряда вопросов проблемы реагирования растений на изменение плотности населения. Ниже мы вкратце рассмотрим лишь один факт, установленный в ходе этих опытов. Оказалось, что по мере загущения посевов льна-долгунца все больше расширяется амплитуда внутрипопуляционной изменчивости особей по ритму развития (фенологии). Благодаря этому резко увеличивается продолжительность перехода популяции из вегетативного состояния в генеративное. Более того, при чрезмерном загущении переход в фазу цветения растягивается до такой степени, что часть особей до конца вегетационного сезона остается в вегетативном состоянии. Особенно любопытно то, что у льна в насаждениях не очень высокой плотности темпы развития изменяются в противоположных направлениях, т. е. скорость перехода в фазу цветения у одних особей ускоряется, а у других замедляется (по сравнению с развитием растений в сильно разреженных насаждениях).

Таким образом, представители основных (больших) групп однолетников неэквивалентны по особенностям реагирования на загущение и перезагущение. Поэтому вполне осуществимо дальнейшее деление их на подгруппы.

Итак, литературные сведения и результаты наших опытов свидетельствуют о том, что однолетние растения неэквивалентны по их реагированию на повышение плотности популяции. Поэтому для правильной интерпретации закономерностей реагирования растений на повышение плотности населения, а также для оценки роли внутривидовой интерференции в динамике и эволюции популяционно-видовых систем следует разрабатывать эволюционные аспекты рассматриваемой проблемы. Для этого необходимы обширные модельные опыты на разнообразных объектах с различными вариантами густоты насаждений, начатые ботаниками еще 50 лет назад (Шенников, 1921; Clements, Weaver, 1924; Любименко и др., 1925; Сукачев, 1925, 1927, 1928; Сочава, 1926; Успенская, 1926, 1929; Clements и др., 1929, и др.). Но, к сожалению, такие исследования не приобрели до сего времени должного размаха ввиду их трудоемкости.

---

[1] Это объясняется тем, что боковые побеги, отнимая воду и питательные вещества от главного побега, ухудшают условия его питания, что вызывает замедление темпов развития.

Нельзя не согласиться с Харпером (1964 : 45) в том, что «экспериментальное изучение интерференции между организмами... на делянках представляется весьма заманчивым, так как оно позволяет довольно точно описать причины и результаты этого процесса». Такая оценка значения модельных опытов, имеющих целью анализ реакций растений на изменение плотности их стояния, вполне понятна, ибо они необходимы для познания закономерностей интерференции, т. е. главного компонента борьбы за существование, являющейся основой естественного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

Айходжаев Т. Т. (1956). Установление оптимальной густоты стояния для семенных растений кенафа сорта 3876. Автореф. диссерт. — Айходжаев Т. Т. (1958). Развитие кенафа в зависимости от способов сева и густоты стояния. Уч. зап. Ташкентск. пед. инст., 8, 1. — Бородина И. Н. (1931). Влияние азотистого и минерального питания на выколашивание ячменя и проса при различной длине дня. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 5. — Владимиров Н. С. (1958). О роли эндосперма семян для развития озимых форм хлебных злаков. Тр. Ставроп. с.-х. инст., 8. — Добрецова Т. Н. (1965). О взаимоотношениях растений в чистых посевах кукурузы различной густоты стояния. В сб.: Экспериментальная геоботаника. Казань. — Добрецова Т. Н. (1967). Влияние площади питания на структуру агрофитоценоза и некоторые особенности развития растений в посеве. Автореф. диссерт. — Дональд С. (1964). Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений. В сб.: Механизмы биологической конкуренции. — Дылис Н. В., Ю. Л. Цельникер, В. Г. Карпов. (1964). Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Енкен В. Б. (1959). Соя. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Завадский К. М. (1954). О причинах выпада растений в гнездовых посевах различной плотности в зависимости от размеров гнезд и условий минерального питания. Бот. журн., 39, 4. — Ипатов В. С. (1970). Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. Бот. журн., 55, 2. — Любименко В. Н., О. А. Щеглова, З. П. Булгакова. (1925). Опыты над соревнованием за место у растений. Журн. Русск. бот. общ., 10, 3—4. — Милллер М. С. (1948). Влияние кущения на формирование колоса яровой пшеницы. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 5. — Миллер М. С. (1949). Влияние боковых побегов на формирование колоса у яровой пшеницы. ДАН СССР, 67, 6. — Мильн А. (1964). Определение понятия «конкуренция» у животных. В сб.: Механизмы биологической конкуренции. — Морозов Г. Ф. (1926). Учение о лесе. — Папонов А. Н. (1959). Зависимость развития растений от площадей питания на разных по плодородию почвах. Изв. ТСХА, 5 (30). — Папонов А. Н. (1962а). Особенности роста и развития растений при разной густоте стояния. В сб.: Тез. московск. конф. молодых ученых-биологов. — Папонов А. Н. (1962б). Влияние площади питания и плодородия почвы на урожай и особенности развития растений. Диссерт. ЛСХИ. Л. — Полипенко С. И. (1954). Влияние площади питания на урожай подсолнечника, кукурузы, картофеля и чумизы в Черкасской области. В сб. студенч. н.-и. работ Киевск. с.-х. инст., 1. — Пиневич Л. М. (1947). Краткий обзор литературы по развитию растений. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН, сер. Геоботаника, АН СССР, 6. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Сочава В. Б. (1926). Этюды по экспериментальной фитосоциологии. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3. — Сукачев В. Н. (1925). Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 2. — Сукачев В. Н. (1927). К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. В сб.: Памяти акад. И. П. Бородина. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества. — Сукачев В. Н. (1941). О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — Сукачев В. Н. (1953). О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Бот. журн., 38, 1. — Сукачев В. Н. (1956). О внутривидовых отношениях в растительном мире. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61, 3. — Успенская Л. И. (1926). Материалы по экспериментальному изучению борьбы за существование между растениями. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3, — Успенская Л. И. (1929). К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 5, 4. — Харпер Дж. (1964). Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В сб.: Механизмы биологичекой конкуренции. — Чайлахян М. Х. (1942). Азотистое питание и развитие растений. Изв. АН АрмССР, 9. — Чайлахян М. Х. (1945а). Реакция цветения различных растительных видов на азотистое питание. ДАН СССР, 47, 2. — Чайлахян М. Х. (1945б). О связи между реакцией цветения на азотистое питание и фотопериодической реакцией растений. ДАН СССР, 48, 5. — Шенников А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Журн. Петрогр. агроном. инст., 3—4. — Borthwick H. A., M. N. Parker. (1939). Photoperiodic responses of several varieties of soybeans. Bot. Gaz., 101, 341. — Buntig E. Y., L. A. Willey. (1959). The

cultivation of maize for fodder and ensilage. Agric. Sci., 52, 3. — Clements F. E., V. E. Shelford. (1939). Bio-Ecology. — Clements F. E., J. E. Weaver. (1924). Experimental vegetation. Carn. Inst. Publ., 355. — Clements F. E., J. E. Weaver, H. C. Hanson. (1929). Plant competition. Carn. Inst. Publ., 398. — Dang K.-D. (1959). Conséquences de mutilation expérimentales sur la croissance, l'anatomie, l'hydratation et la floraison de quelques espèces de lin. Bull. Soc. Bot., 69. — Denffer D. (1940). Über die Wechselbeziehungen zwischen Stickstoffbedürfniss und photoperiodischer Reaktion bei einigen Lang- und Kurztagpflanzen. Planta, 31, 3. — Gaertner F. V., E. Braunroth. (1935). Über den Einfluss des Mondlichtes auf den Blühtermin der Lang- und Kurztagpflanzen. Beih. Bot. Zentralbl., Abt. A., 33. — Grassé P. P., R. Chanvin. (1944). L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales. Rev. Sci. ent., 82. — Kohnke H., S. R. Miles. (1951). Rates and patterns of seeding corn on high fertility land. Agr. Journ., 43, 10. — Morse W. J. (1950). History of soybean production. In.: Soybeans and soybean products, 1. — Painter C. G., R. W. Leamer. (1953). The effects of moisture, spacing, fertility and their interrelationships on grain *Sorghum* produktion. Agr. Journ., 45, 6. — Probst A. H. (1945). Influence of spacing on yield and other characters in soybeans. Journ. Amer. Soc. Agronom., 37, 7. — Putt E. D., S. A. Fehr. (1951). Effect of plant spacings, row spacings and number of plant per bill on advance hybrid sunflower. Sci. Agric., 31, 11. — Walter H. (1964). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, 1.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 2 VI 1971).

SUMMARY

The opinion that acceleration of the rate of development of annuals obligatory follows the increase of the planting density is widespread, however from the evolutional point of view the annuals must not be equivalent in the aspect considered. In this connection analysis of literature and a number of experiments with different annuals has been carried out.

As the result it was established that the reaction in the rate of development on the increase of population density is not the same among different annuals, i. e. in conditions of dense planting the generative development is accelerated in some species and decelerated in others. The possibility of separate classification of annuals according to peculiarities of their reaction to the changing of populational density is shown.

УДК 581.543+581.132 : 581.14 : 633.2 : 581.526.425

Т. К. Горышина

СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК СЕЗОННЫХ РИТМОВ РАЗВИТИЯ И ФОТОСИНТЕЗА У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛИСТОПАДНЫХ ЛЕСОВ

С 5 рисунками

T. K. GORYSHINA. AN ESSAY OF GEOGRAPHICAL COMPARISON OF DEVELOPMENTAL AND PHOTOSYNTHETICAL SEASONAL RHYTHMS IN HERBACEOUS PLANTS OF DECIDUOUS FORESTS

В приспособлении травянистых растений листопадных лесов к затенению наряду с морфо-физиологическими адаптациями большую роль играет сезонный ритм развития и работы ассимиляционного аппарата, дающий возможность использовать для интенсивного фотосинтеза «светлую фазу» (до или после облиствения древесных пород). Эта возможность по-разному реализуется в различных географических областях, в зависимости от климатических условий и связанной с ними ритмики лесных ценозов. На основании литературных данных и материалов автора в статье сравниваются сезонные сроки развития, ритмы и интенсивность фотосинтеза растений травяного покрова лиственных лесов Западной Европы и восточноевропейских лесостепных дубрав. Показано, что во втором случае благодаря позднему наступлению и быстрому ходу весны период, благоприятный для фотосинтеза травяного покрова («светлая фаза») сильно сокращен, с чем, по-видимому, связана интенсификация фотосинтеза и роста как у ранневесенних эфемероидов, так и у летневегетирующих видов (у последних в начале их вегетации). Приведены примеры изменения феноритмотипа у одних и тех же видов в направлении с запада на восток, а также разной степени соответствия фенологических ритмов и сезонной динамики фотосинтеза.

С давних пор излюбленными объектами экологической физиологии были и остаются виды, обитающие в крайних условиях существования — в аридных, арктических и высокогорных областях, где на фоне напряженного водного или температурного режима наиболее ярко проявляются экологические адаптации жизненных процессов растений. В этом смысле мезофильные виды умеренных широт, в том числе и обитатели травяного покрова, в гораздо меньшей степени пользовались вниманием экологов, как растения, обитающие в достаточно благоприятных условиях. Но есть одна проблема, при исследовании которой виды нижних ярусов лесов всегда были и остаются в центре внимания — это проблема адаптации растений к затенению. Действительно, среди природных местообитаний немного таких, где недостаток света обусловлен причинами абиогенного характера (пещеры, расщелины среди скал, водные глубины); в подавляющем болвшинстве случаев он возникает в результате перехвата солнечной радиации растениями-сообитателями. В той или иной степени это явление имеет место в любом ценозе с ярусным строением, но в наибольшей степени оно выражено в ценозах с мощно развитым верхним ярусом — в лесных сообществах, где во время полного развития листвы или хвои на деревьях на долю травяного покрова приходится от одного до нескольких процентов падающей радиации, к тому же значительно обедненной ФАР.

Существование растений под пологом тенистых лесов обеспечивается комплексом анатомо-морфологических и физиологических адаптаций,

обзор которых дан в недавней сводке Ю. Л. Цельникер (1968). В основном они направлены на обеспечение достаточно продуктивного фотосинтеза при низкой интенсивности света и, следовательно, реализуются при одновременном функционировании ассимилирующего аппарата затененных растений нижних ярусов и затеняющих их древесных пород. Но, кроме того (как отмечено в той же сводке), для растений листопадных лесов существует еще одна возможность адаптации к недостатку света. Она обусловлена тем, что в таких лесах затенение — фактор временный, действующий лишь в течение определенного отрезка года; в связи с этим для травянистых растений появляется возможность временной регуляции фотосинтетической деятельности путем настройки се-

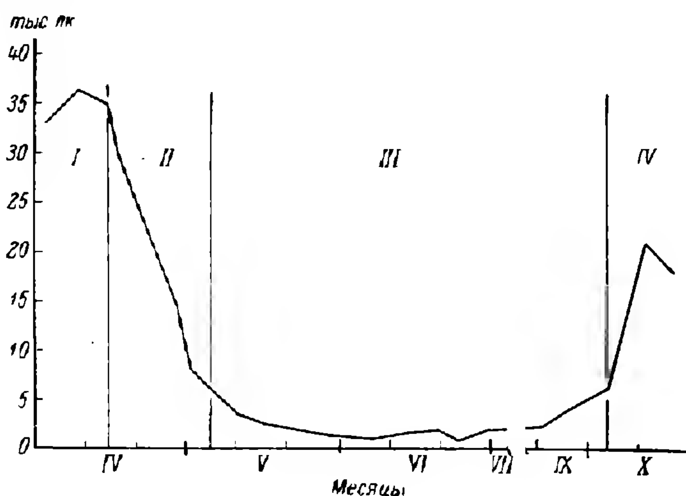


Рис. 1. Сезонная динамика освещенности под пологом 250-летнего дубового леса (Белгородская область, учлесхоз, «Лес на Ворскле»; Горышина, 1969а).

Освещенность в 13 часов на уровне травяного покрова в солнечные дни: *I* — до развертывания почек древесных пород; *II* — от начала развертывания почек до полного облиствения; *III* — под развитым лесным пологом; *IV* — во время и после листопада.

зонного хода фотосинтеза таким образом, чтобы основной период их ассимиляции не совпадал с периодом сильного затенения. Отсюда следует, что при изучении экологии фотосинтеза травянистых растений листопадных лесов особое внимание должно быть уделено характеру сезонного ритма развития и работы ассимиляционного аппарата в сопоставлении с динамикой освещенности под пологом леса.

Как показано на рис. 1—2 на примерах восточноевропейской лесостепной дубравы и среднеевропейского букового леса, в лиственных лесах существуют две осветленные сезонные ниши для возможного сдвига основного ассимиляционного периода травяного покрова: весной — от снеготаяния (или установления положительных температур) до полного развития листьев на деревьях; осенью — от листопада до снегопада. Но они явно неравноценны для фотосинтеза по условиям освещенности, поскольку осенний период, хотя и сходен с весной по общему температурному фону, в несравненно меньшей степени обеспечен солнечной радиацией. Как видно на рис. 1 и 2, гораздо бо́льшие энергетические возможности для фотосинтеза предоставляет весенняя «светлая фаза» (по терминологии Salisbury, 1916) листопадного леса. Согласно данным ряда авторов (Nägeli, 1940; Tranquillini, 1960; Anderson, 1964; Lemée, 1966, и др.), несмотря на укороченный весенний день и более низкий по сравнению с летом общий уровень радиации, весной под полог лиственных лесов проникает наибольшее количество света: за один апрель напочвенный покров получает бо́льшую суммарную радиацию (более 30% годовой суммы), чем за все летние месяцы вегетационного сезона. Однако низкие

весенние температуры являются в это время фактором, до известной степени ограничивающим фотосинтез.

Один из путей использования весенней светлой фазы лесным травяным покровом для интенсивного фотосинтеза — развитие синузии ранневесенних коротковегетирующих светолюбивых эфемероидов, которые успевают закончить период ассимиляции (а большинство и период вегетации) до наступления летней тени. Это явление носит достаточно всеобщий характер, поскольку ранневесенняя синузия хорошо выражена под пологом лиственных лесов различных географических областей при разном видовом составе древесных ярусов и травяного покрова (см. таблицу; более подробный обзор географического распространения ранневесенних лесных геофитов дан нами в другой работе — Горышина, 1969а).

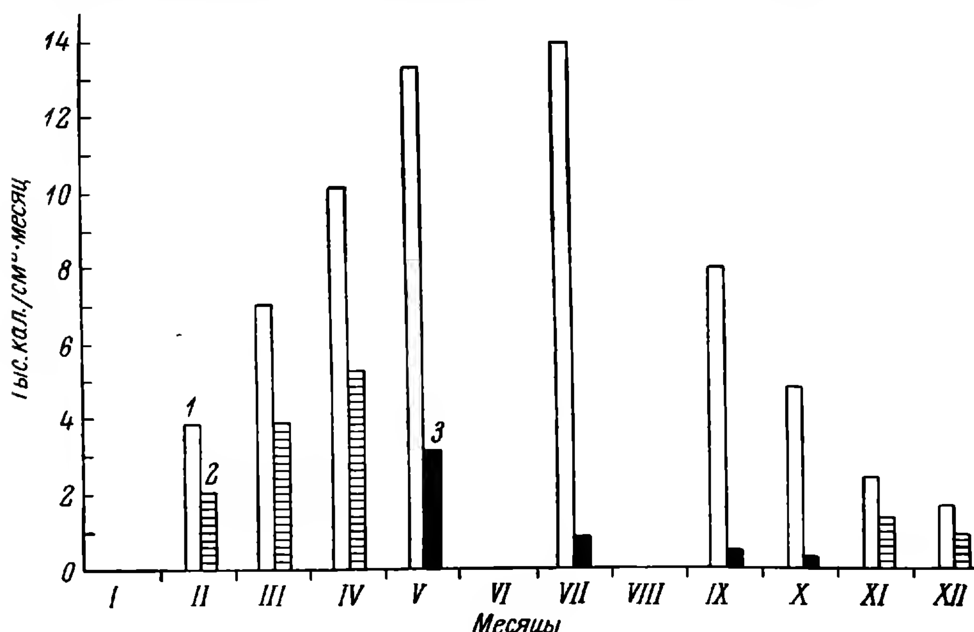


Рис. 2. Суммарная радиация по месяцам (Австрия, Вена; по данным Tranquillini, 1960).

1 — на открытом месте; 2 — в 70-летнем буковом лесу (необлиственном); 3 — там же, под развитым пологом.

Ранневесенние эфемероиды успевают до развития лесного полога образовать достаточно большую фитомассу: так, в лесостепных дубравах она составляет 30—50% всей годичной продукции травяного покрова (Ремезов, 1962; Ремезова, 1964; Нешатаев и др., 1966; Митина, 1967, 1970; Горышина, 1969а). Этот путь «заполнения» весенней экологической ниши листопадных лесов наиболее известен и широко цитируется в учебниках и сводках по экологии и экологической географии растений.

Второй способ использования травяным покровом высокой весенней инсоляции связан с особенностями сезонного хода фотосинтетической активности у длительновегетирующих видов летней синузии (примером которых могут служить *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura* и др.). Эти виды бóльшую часть вегетации проводят в глубокой тени, поэтому их адаптации к затенению обычно рассматриваются в связи с возможностью летней ассимиляции при недостатке света (снижение компенсационного пункта, использование кратковременных солнечных пятен, увеличение содержания хлорофилла и т. п. — Diels u. Mattick, 1958; Lieth, 1960; Walter, 1968). Но многие из этих растений весной начинают вегетацию достаточно рано, чтобы успеть использовать (хотя бы частично) светлую фазу для интенсивного

Синузия ранневесенних лесных эфемероидов в различных географических областях (основные виды)

Западная Европа	Восточная Европа (без Кавказа)	Западная Сибирь
Allium ursinum L.	*Allium ursinum* L.	*Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey.
Anemone nemorosa L.	*Anemone nemorosa* L.	
Arum maculatum L.	*A. ranunculoides* L.	*A. coerulea* DC.
Corydalis cava (Mill.) Schweigg. et Korte.	*Corydalis halleri* Willd.	*Corydalis bracteata* (Steph.) Pers.
Endymion non-scriptus Garcke	*C. marschalliana* (Pall.) Pers.	*Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl.
Eranthis hiemalis (L.) Salisb.	*Ficaria verna* Huds.	
Ficaria verna Huds.	*Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.	
Galanthus nivalis L.		
Isopyrum thalictroides Maxim.	*G. minima* (L.) Ker-Gawl.	
	Scilla sibirica Andrews.	
Leucojum vernum L.	*Tulipa quercetorum* Klok. et Zoz	
Scilla bifolia L.		

Продолжение

Восточная Азия		Северная Америка
Дальний Восток СССР	Япония	
Adonis amurensis Regel	*Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey.	*Claytonia caroliniana* Michx.
Anemone amurensis (Korsh.) Kryl.		
A. raddeana Regel	*A. flaccida* Fr. Schmidt	*C. virginica* L.
		Dicentra canadensis Walp.
Chrysosplenium pilosum Maxim.	*A. raddeana* Regel	
Corydalis ambigua Cham. et Schlecht.	*Eranthis pinnatifida* Maxim.	*D. cucullaria* Bernh.
Eranthis stellata Maxim.	*Erythronium japonicum* Poit.	*Erythronium albidum* Nutt.
	Trillium smallii Maxim.	*E. americanum* Ker-Gawl.
Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.		*Trillium erectum* L.
Semiaquilegia manshurica Kom.		

фотосинтеза. Действительно, именно в этот период (до полного установления летней тени) у многих летневегетирующих лесных трав совершается главная фотосинтетическая работа, которая служит основой всей годичной продукции биомассы. Летом же, как правило, отмечается длительная депрессия фотосинтеза, и растения находятся «в голодном состоянии» (Daxer, 1934). Это явление было отмечено многими авторами для растений листопадных лесов как западноевропейских (Hesselman, 1904; Daxer, 1934; Blackman a. Rutter, 1947; Sieb, 1954), так и восточноевропейских (Горышина и Митина, 1967, 1969, 1970; Митина, 1969; Малкина, 1969; Горышина, 1971). По-видимому, сезонная регуляция интенсивности фотосинтеза может рассматриваться как один из механизмов теневыносливости лесных травянистых растений (Цельникер, 1968).

Очевидно, конкретные формы такой регуляции у различных видов лесного напочвенного покрова в большой степени зависят от того, насколько совпадают (или не совпадают) сроки вегетации травянистых растений и затеняющих их древесных ярусов. Другими словами, для понимания экологических адаптаций фотосинтеза лесных растений весьма желательно не ограничиваться изучением собственно фотосинтетических показателей, но ознакомиться с жизнью изучаемых видов в более широ-

ком эколого-фитоценотическом плане, рассматривая их как компоненты целого лесного ценоза. Первоочередной интерес при этом представляет знакомство с особенностями фенологии и, в частности, сезонного развития ассимилирующего аппарата в сопоставлении с сезонной динамикой фотосинтеза.

В пределах обширного ареала листопадных лесов фенологические и физиологические ритмы травянистых растений весьма разнообразны в связи с различными причинами климатогенного и фитоценотического характера. Далее мы попытаемся на ряде примеров дать самый общий очерк разнообразия сезонных ритмов развития и работы листового аппарата у лесных травянистых видов (в основном в пределах Европейского континента, поскольку необходимые сведения по другим областям земного шара в литературе весьма ограничены или полностью отсутствуют).

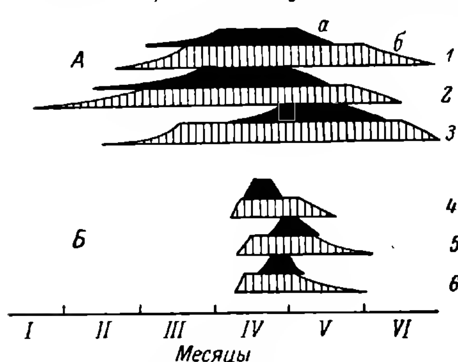


Рис. 3. Феноспектры некоторых ранневесенних лесных эфемероидов.

А — Англия, Хертфордшир (Salisbury, 1916); Б — Белгородская область, учлесхоз, «Лес на Ворскле» (Горышина, 1969а); 1 — *Anemone nemorosa*, 2 и 6 — *Ficaria verna*, 3 — *Endymion non-scriptus*, 4 — *Scilla sibirica*, 5 — *Anemone ranunculoides*; а — цветение, б — наземная вегетация.

В лиственных лесах Западной Европы в связи с мягкой зимой и отсутствием постоянного снежного покрова (или его ранним исчезновением) весенняя вегетация в травяном покрове начинается чрезвычайно рано, особенно в приатлантических районах, где начало развития ранневесенних эфемероидов отмечается уже в середине календарной зимы (рис. 3). Так, в Англии они начинают вегетировать в январе—феврале, практически без фазы вынужденного покоя (Salisbury, 1916, 1918). В дубовых лесах Бельгии *Scilla bifolia* и другие эфемероиды вегетируют и цветут в ранние весны в феврале, а в самые поздние не позже середины марта (Galoux и др., 1967). Во Франции (Центральный массив) эфемероид *Ficaria verna* нередко начинает вегетировать еще в октябре (Courduroux, 1966). Некоторые западноевропейские эфемероиды (*Eranthis hiemalis*, *Galanthus nivalis*) цветут настолько рано, что отдельные авторы относят их даже не к ранневесеннему, а к предыдущему — зимнему аспекту (Tansley, 1949).

Окончание вегетации ранневесенних эфемероидов в лесах Западной Европы наступает несколько позже, чем в Восточной Европе, хотя, по классификации Солсбери (Salisbury, 1925), эти виды относятся к феноритмотипу весенних коротковегетирующих (vernal type). В Англии и Северной Германии многие ранневесенние лесные растения вегетируют до конца июня—начала июля (Salisbury, 1916; Rubner, 1953); желтеющие листья *Anemone nemorosa* иногда встречаются еще в середине августа (Daxer, 1934). В этих случаях значительная часть вегетации проходит у них уже в тени хорошо развитого лесного полога. Таким образом, вся наземная вегетация западноевропейских лесных ранневесенних геофитов длится 2—3 (а иногда и 4) месяца, и большая ее часть приурочена к светлой фазе.

Что касается длительно-вегетирующих видов летней синузии, то они, хотя и являются более термофильными, чем эфемероиды, также начинают в Западной Европе вегетацию довольно рано — в марте, а некоторые виды и в феврале (рис. 4). Для дубовых лесов Англии Солсбери (1925) приводит в качестве средней даты начала развития травяного покрова 19 февраля, для яруса кустарников — 21 марта. Осенью вегетация травянистых видов продолжается и после листопада древесных пород, так что в целом, согласно Дильсу (Diels, 1918), ее длительность у видов летней синузии составляет в Средней Германии 8—$8^1/_2$ месяцев. В связи с мягкой зимой многие виды сохраняют зеленые листья и практически не пре-

рывают вегетацию, являясь зимнезелеными; таковы *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Oxalis acetosella*, *Fragaria vesca* (Allorge, 1921; Lundegårdh, 1957; Walter, 1968, и др.).

Следует подчеркнуть, что в западноевропейских лесах весеннее развитие древесных пород начинается относительно поздно (в цитированной выше работе Солсбери приведена средняя дата 13 мая) и идет довольно медленно. В литературе есть примеры, когда от начала развертывания почек до полного развития листвы у древесных ярусов проходит от одного до двух месяцев (Salisbury, 1916; Blackman a. Rutter, 1947; Rubner, 1953; Lieth, 1960), а потому и затенение в травяном покрове устанавливается постепенно. Следовательно, в этих условиях светлая фаза, обеспечивающая травянистым растениям возможность интенсивного фотосинтеза, весьма продолжительна.

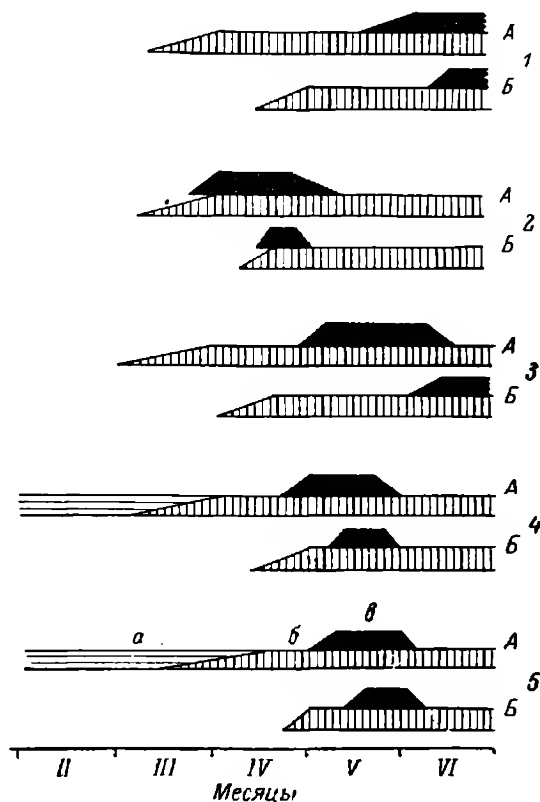


Рис. 4. Феноспектры некоторых летневегетирующих травянистых лесных видов (весна и начало лета).

А — Средняя Германия (ГДР и ФРГ) (Ellenberg, 1963), *Б* — Белгородская область и учлесхоз «Лес на Ворскле»; *1* — *Aegopodim podagraria*, *2* — *Pulmonaria obscura*, *3* — *Geum urbanum*, *4* — *Stellaria holostea*, *5* — *Asperula odorata*; *а* — зимняя вегетация, *б* — летняя вегетация, *в* — цветение.

В восточных районах распространения европейских широколиственных лесов характер сезонных ритмов развития лесных растений существенно меняется. На первый взгляд трудно ожидать больших различий в районах, хотя и удаленных, но лежащих на одной широте, поскольку фенологические сдвиги в первую очередь связаны именно с изменением широты. Но, как известно, на Европейском континенте климатическая зональность обусловлена не только (и не столько) широтным фактором, сколько океаническими влияниями, так что гидротермический режим (в частности, степень континентальности) изменяется в целом в направлении с северо-запада на юго-восток. Это особенно отражается на весенних фенологических явлениях: на фитофенологических картах изолинии весенних фенофаз на востоке Европы идут в широтном направлении, но к западу изгибаются вверх и принимают направление, близкое к меридиональному (Шульц, 1936; Тюрин, 1960). Другими словами, на Европейском континенте в направлении с запада на восток весеннее развитие растительности все более запаздывает; кроме того, как неоднократно было показано в фенологической литературе, значительно сокращается длительность весенних фенофаз (Щеголева, 1970, и др.).

В применении к лесным травянистым растениям это означает, что к востоку вегетация начинается на 1—2 месяца позже (в чем немалую роль играет снежный покров), а весенние фенофазы протекают весьма быстро. Это хорошо заметно при сопоставлении развития ранневесенних эфемероидов в дубовых лесах Англии и дубравах восточно-европейской

лесостепи (рис. 3). Следует при этом иметь в виду, что истинное прорастание эфемероидов — появление ростков над поверхностью почвы — в восточноевропейских дубравах происходит еще в январе (Камышев, 1964), т. е. примерно в те же сроки, что и на западе; иными словами, на востоке запаздывает, собственно, не начало вегетации (ранние фазы которой переносятся под снег в виде «подснежного развития»), а начало ассимиляционного периода.

Окончание вегетации эфемероидов в восточноевропейских дубравах наступает раньше, чем на западе, в связи с усилением засушливости летнего периода. В результате продолжительность работы ассимиляционного аппарата у ранневесенних эфемероидов сокращается в восточных районах их ареала до 4—6 недель. Соответственно уменьшается и длительность отдельных фенофаз: так, продолжительность цветения *Ficaria verna* сокращается с двух месяцев в Западной Европе до двух недель на востоке ареала (Марков, 1929). Интересно вспомнить в этой связи, что сам термин «эфемероиды» употребляется в литературе в основном в применении к нашим коротковегетирующим ранневесенним видам; на западе же они чаще именуются «весенними геофитами».

Виды летней синузии на востоке также начинают вегетацию значительно позже, чем в Западной Европе (рис. 4). Что же касается верхних ярусов, то при бурном ходе весны и быстром прогревании почвы даты весеннего развития древесных пород в восточноевропейских лесах мало отличаются от соответствующих фенодат на западе. К тому же, на востоке темпы облиствения деревьев значительно ускоряются, сокращаясь до 10—15 дней, что означает быстрое падение освещенности в травяном покрове. Таким образом, весенняя светлая фаза, столь существенная для фотосинтеза летневегетирующих лесных растений, к востоку значительно сокращается. В исключительных случаях она может совсем выпасть, если развитие древесной породы начинается до того, как полностью сойдет снег. Такое явление было описано А. В. Кожевниковым (1935) в субальпийских буковых лесах Кавказа.

Осенью, после листопада, далеко не все летневегетирующие лесные виды восточноевропейских дубрав сохраняют листву, поскольку большой урон ей наносят летние засухи, особенно ощутимые в дубравах южной лесостепи. У некоторых видов (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Dactylis glomerata*, *Glechoma hederacea*, *Viola suavis*, *Geum urbanum*) наблюдается отрастание осенних листьев, иногда, при благоприятных условиях, принимающее массовый характер; но подавляющее большинство листьев гибнет зимой. Интересно проследить географическое изменение феноритмотипа у одних и тех же видов, которые на западе являются зимнезелеными, а на востоке Европы теряют листву зимой под снежным покровом. Таковы *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*. Последний вид, зимнезеленый в Англии (Salisbury, 1925), уже в лесах Средней Европы является «факультативно-зимнезеленым» (Ellenberg, 1963), а в Белгородской области лишь иногда отдельные особи сохраняют в течение зимы зеленые листья, отмирающие сразу же весной после снеготаяния (Горышина, 1967).

Описанные различия вегетации травянистых растений листопадных лесов в западных и восточных районах Европейского континента дают основание предполагать, что не в меньшей степени у них должны различаться и сезонные ритмы фотосинтеза, в частности ассимиляционная активность во время светлой фазы. Соответствующих сведений, к сожалению, в литературе очень мало, так как при измерениях фотосинтеза лесных растений очень редко прослеживается весь его сезонный ход. На основе немногих имеющихся данных можно представить следующую схематическую картину (рис. 5). У западноевропейских эфемероидов, согласно данным ряда исследователей (Mudrack, 1935; Spaning, 1941, Löhr, 1952; Bethke, и др., 1965), фотосинтез длится в течение всего их вегетационного периода (около двух месяцев), но наибольшей величины достигает во второй половине вегетации. Для летневегетирующих видов

здесь характерно раннее начало фотосинтеза, который достигает довольно значительных величин в светлую фазу, а затем, в теневую фазу, падает ниже точки компенсации. По данным ряда авторов, цитированных выше, такой сезонный ход отмечен у многих видов: *Fragaria vesca*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Hypericum perforatum*, *Convallaria majalis*, *Viola silvatica*, *Dryopteris filix-mas*.

Некоторые лесные виды используют для фотосинтеза и осеннее осветление после листопада. Так, у *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, *Geum urbanum* и других растений, по мнению Люндегорда (1957), осень является главным ассимиляционным периодом, и потому он относит их к «осенним видам». У зимнезеленых растений в течеиие всей зимы возможна довольно заметная ассимиляция, прерываемая лишь кратковременными снегопадами. Такие данные получены, в частности, для *Galeob-*

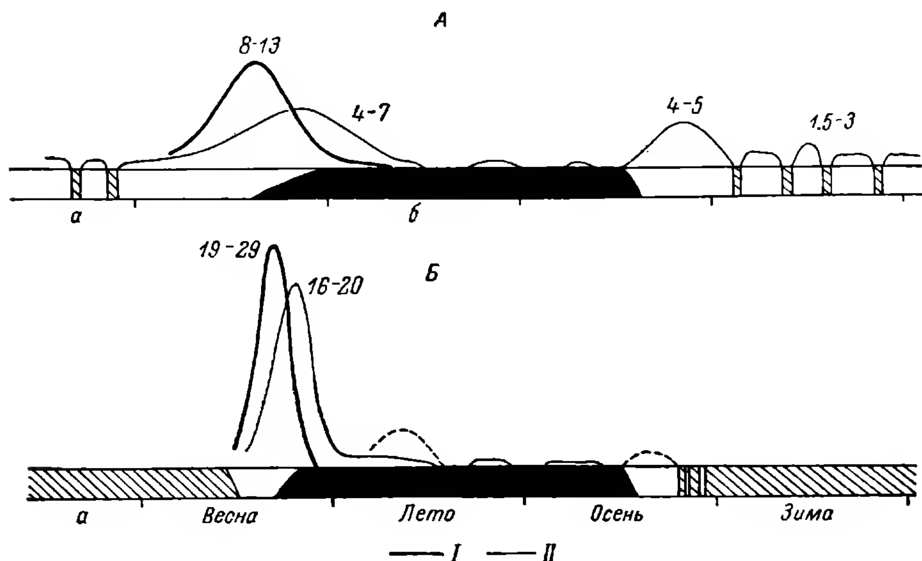


Рис. 5. Схема сезонного хода фотосинтеза под пологом листопадного леса.

А — Западная Европа, *Б* — Восточная Европа; *I* — эфемероиды; *II* — летневегетирующие виды; *а* — снежный покров или снегопады, *б* — летнее затенение; *арабские цифры* — величины фотосинтеза в мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot час^{-1}$, *прерывистой линией* показаны раннелетние и осенние подъемы фотосинтеза в отдельные годы.

dolon luteum (Kaben, 1959); любопытно, что у этого вида при почти круглогодичном фотосинтезе «нерабочими» являются лишь...... два летних месяца — июль и август, когда затенение травяного покрова достигает максимума.

В восточноевропейских дубравах картина сезонной динамики фотосинтеза несколько иная. У эфемероидов активный фотосинтез начинается сразу же после снеготаяния и быстро достигает максимума (в фенофазах цветения и отцветания). В связи с краткостью надземной вегетации и неустойчивостью весенней погоды вся ассимиляционная работа у ранневесенних эфемероидов выполняется короткими «вспышками», фактически за несколько солнечных дней. У летневегетирующих видов период активной ассимиляции ограничивается кратковременной весенней светлой фазой. Лишь в отдельные годы, при особо благоприятном сочетании условий увлажнения и температуры, фотосинтез может заметно превышать точку компенсации и в начале теневой фазы (рис. 5); обычно же он держится до конца вегетации на очень низком уровне. Осенний фотосинтез весьма незначителен или отсутствует совсем. Зимнезеленые виды (*Asarum europaeum*, *Carex pilosa*) из-за снежного покрова, естественно, лишены возможности зимней ассимиляции, хотя и сохраняют способность фотосинтезировать при оптимальных температурах (Генкель и Литвинов, 1930). Перед летнезелеными видами они имеют лишь то преиму-

щество, что их перезимовавшие листья начинают фотосинтезировать сразу же после снеготаяния, еще до развертывания листьев новой генерации (Горышина, 1969б).

В соответствии с характером сезонного хода фотосинтеза у лесных травянистых видов в Западной и Восточной Европе различается и его интенсивность. Как правило, отмечается в известной мере обратная пропорциональность между длительностью светлой фазы и величиной ассимиляции в травяном покрове. Это относится и к эфемероидам, и к летневегетирующим видам. На схемах рис. 5 это различие выражено разной высотой весеннего пика фотосинтеза и иллюстрируется примерами максимальных величин фотосинтеза, взятых из работ цитированных выше авторов. Отметим попутно, что величины фотосинтеза, весьма близкие к известным для западноевропейских лесных видов, приводятся в литературе и для растений североамериканских лиственных лесов (Sparling, 1967), также имеющих сравнительно медленные темпы нарастания биомассы (Struik, 1965).

Приведенные примеры сезонных ритмов развития и фотосинтеза у растений листопадных лесов приводят к заключению, что адаптация к затенению путем регуляции сезонного хода ассимиляционной деятельности широко распространена, но вместе с тем проявляется весьма разнообразно, в зависимости от климатических условий и ритмов развития всего лесного ценоза. Так, помимо различия темпов развития и интенсивности фотосинтеза, обращает на себя внимание разная степень согласованности фенологических ритмов и ритмов ассимиляции у лесных растений в разных районах. Осеннее отрастание и рост листьев на западе Европы вполне «оправданы», так как они обеспечивают осеннюю ассимиляцию после листопада древесных пород (а у зимующих видов — и зимнюю). В наших же дубравах массовое образование ассимилирующей поверхности осенью, очевидно, представляет напрасную трату биомассы, поскольку осенний фотосинтез практически отсутствует и отросшие листья большей частью гибнут во время перезимовки; следовательно, в сезонном развитии многих лесных травянистых растений не наблюдается заблаговременной подготовки к неблагоприятному периоду, хорошо известной у других обитателей умеренных широт (листопад деревьев и кустарников, дианауза пойкилотермных животных и т. д.). В этом случае сезонный ход фотосинтеза более соответствует динамике экологического фона, чем ритм развития ассимиляционного аппарата. Не является ли это свидетельством сравнительно недавнего существования нынешних неморальных видов в восточноевропейских лесах по сравнению с западноевропейскими и не застаем ли мы сейчас тот этап, когда уже произошла адаптация физиологическая, но еще не завершилась адаптация фенологического ритма?

Приведенные в настоящем обзоре материалы представляют также большой интерес для сравнительной оценки хода сезонных явлений в восточноевропейских лесостепных дубравах на общем фоне сезонных ритмов на протяжении всего ареала листопадных лесов. Наблюдавшиеся нами краткие, но весьма высокие весенние пики фотосинтеза в травяном покрове (Горышина, 1969а, 1969б, 1971; Горышина и Митина, 1969, 1970), соответствующие «взрывному» характеру весны в лесостепной зоне, очевидно, оказываются скорее исключением, чем правилом, своеобразным «окраинным явлением» по отношению к обширной области распространения листопадных лесов с преобладанием океанического климата и замедленных ритмов развития и фотосинтеза. Уплотненная до предела вегетация ранневесенних эфемероидов и весьма сжатый весенне-раннелетний продуктивный период у длительновегетирующих видов могут считаться для лесных растений показателями своего рода крайних условий, ибо чрезмерная краткость благоприятного периода не в меньшей степени затрудняет существование растений, чем повышенная напряженность отдельных факторов среды в течение всей вегетации. Именно в таких условиях растения неизбежно должны были выработать способность

к быстрому росту и весьма интенсивному фотосинтезу, чтобы, создавая в короткий срок необходимую биомассу, иметь возможность существовать в травяном покрове континентальных областей. Поэтому в поисках механизмов высокой продуктивности и высокой лабильности фотосинтетического аппарата весьма важно обратить внимание на физиологию растений восточноевропейских листопадных лесов.

В связи с географическими различиями ритмов развития и фотосинтеза можно ожидать и различия сезонных экологических адаптаций у разных меридиональных популяций одних и тех же лесных видов на Европейском континенте. Так, в Западной Европе весеннее развитие лесных растений, несмотря на отсутствие снежного покрова и достаточно высокие положительные температуры, идет очень медленно; в восточноевропейских дубравах, где высокие темпы вынуждаются условиями, прорастание эфемероидов происходит еще до таяния снега, сквозь снежный пласт, а вегетация и интенсивный фотосинтез у видов летней синузии начинаются вскоре после снеготаяния. Это заставляет предполагать, что в разных долготных районах ареала неморальных видов температурные пороги и оптимумы физиологических процессов неодинаковы. Все это представляет весьма многообещающий материал для экспериментально-экологических исследований в сравнительно-географическом плане.

В заключение отметим, что приведенные материалы характеризуют листопадный лес как фотосинтезирующую систему, не только весьма сложно организованную в пространстве, но и существенно меняющуюся во времени. Пространственное распределение зон высокой фотосинтетической активности весной здесь совсем иное, чем летом или осенью. Эта особенность должна непременно учитываться при построении математических моделей фотосинтеза листопадных лесов как единой экосистемы. Географическая изменчивость сезонных ритмов развития и фотосинтеза лесных растений также должна быть при этом принята во внимание.

ЛИТЕРАТУРА

Генкель П. А., Л. С. Литвинов. (1930). О сезонных изменениях фотосинтетической способности некоторых растений. Изв. Биолог. н.-и. инст. Пермск. унив., 7, 1. — Горышина Т. К. (1967). Зимовка дубравных травянистых растений с зелеными листьями. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биолог., 2. — Горышина Т. К. (1969а). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). — Горышина Т. К. (1969б). Ранневесенний фотосинтез перезимовавших листьев дубравных травянистых растений. Бот. журн., 54, 6. — Горышина Т. К. (1971). Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивности у некоторых летневегетирующих травянистых растений лесостепной дубравы. Бот. журн., 56, 1. — Горышина Т. К., М. Б. Митина. (1967). О некоторых особенностях фотосинтеза и дыхания ранневесенних эфемероидов дубового леса. В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. — Горышина Т. К., М. Б. Митина. (1969). О фотосинтезе и дыхании дубравных растений в связи с продуктивностью травяного покрова дубравы. В сб.: Общие теоретические проблемы продуктивности, 1. — Горышина Т. К., М. Б. Митина. (1970). Экологофизиологические особенности весенних и летних листьев сныти *Aegopodium podagraria* L. и их роль в продуктивности травостоя лесостепной дубравы. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биолог., 4. — Камышев Н. С. (1964). Фенология дубрав окрестностей города Воронежа. Научн. зап. Воронежск. отд. Всес. бот. общ. — Кожевников А. В. (1935). Материалы по экологии буковых лесов Западного Закавказья. Сов. бот., 5. — Малкина И. С. (1969). Фотосинтез подроста и некоторых травянистых растений хвойно-широколиственных лесов Подмосковья. Автореф. канд. диссерт. — Марков М. В. (1929). Биометрические наблюдения над *Ficaria ranunculoides*. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 89, 2. — Митина М. Б. (1967). Характеристика синузии ранневесенних эфемероидов в разных типах леса учлесхоза «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, 331, сер. биолог., 50. — Митина М. Б. (1969). Об ассимиляционной деятельности доминантов сезонных синузий в снытевой дубраве лесостепной зоны. В сб.: Механизмы взаимодействий в биогеоценозах тайги. — Митина М. Б. (1970). Сезонная динамика фитомассы травянистого покрова снытевой дубравы. В сб.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. — Нешатаев Ю. Н., О. Г. Растверова, Л. С. Счастная, И. А. Терешенкова, В. П. Цыпленков. (1966). Поступление в почву зольных элементов и азота с опадом древесных и травянистых растений в основных типах леса дубравы «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, 331, сер. биолог., 50. — Ремезов Н. П. (1962). Динамика взаимодействия широколиственного леса с почвой. В сб.: Проблемы почвове-

дения. — Ремезова Г. Л. (1964). Накопление органического вещества в процессе развития травяного покрова дубравы. Бот. журн., 49, 6. — Тюрин А. В. (1960). Продолжительность начального периода весны в лесах европейской территории СССР (от зацветания ольхи серой, орешника-лещины и ольхи черной до зацветания березы) и ее значение для организации лесокультурных работ. Тр. Фенолог. совещ. — Цельникер Ю. Л. (1968). Адаптация лесных растений к затенению. Бот. журн., 53, 10. — Шульц Г. Э. (1936). Материалы по весеннему развитию растительности фенологического архива Д. Н. Кайгородова. Изв. Гос. геогр. общ., 68, 1. — Щеголева С. В. (1970). Сравнительное изучение некоторых индикационных фитофенологических явлений лесной части Русской равнины. Бот. журн., 55, 10. — Allorge A. (1921). Les associatons végétales du Vexin francais. Rev. Gén. Bot., 33. — Anderson M. C. (1964). Studies of the woodland light climate. Journ. Ecol., 52 : 27—41. — Bethke H., H. Haas, O. Stocker. (1965). Über das Wasser- und Photosynthesehaushalt einiger Frühjahrsgeophyten. Flora, 156 B, 1. — Blackman G. E., A. J. Rutter. (1947). Physiological and ecological stuñies in the analysis of plant environment. II. The interaction between light intensity and mineral nutrient supply in leaf development and in the net assimilation rate of the bluebell. Ann. Bot., 11, 42. — Courduroux M. J.-C. (1966). Exigence thermopériodique comparée de la ficaire et du crosne du Japon. Bull. Soc. franc. physiol. végét., 12. — Daxer H. (1934). Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. Jahrb. Wiss. Bot., 80. — Diels L. (1918). Die Verhältnisse von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwald. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36. — Diels L., F. Matiick. (1958). Pflanzengeographie. — Ellenberg H. (1963). Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Galoux A., G. Schnock, J. Grulois. (1967). La variabilité phénologique et les conditions climatiques. Bull. Soc. Roy. Belg., 100, 2. — Hesselman H. (1904). Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Centralbl., 17. — Kaben H. (1959). Die Schwankungen der CO_2-Assimilation von *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz im Laufe eines Jahres. Biol. Zbl., 78. — Lemée G. (1966). Sur l'intéret écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau Bull. Soc. Bot. France, 113, 5—6. — Lieth H. (1960). Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. II. Planta, 54. — Löhr E. (1952). Photosynthese von *Anemone nemorosa*. Physiol. Plantarum, 5. — Lundegårdh H. (1957). Klima and Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 5. Aufl. — Mudrack F. (1935). Über die Assimilationstätigkeit und das Wachstum von *Ficaria verna*. Planta, 23. — Nägeli W. (1940). Lichtmessungen im Freiland und geschlossenen Altholzbestanden. Mitteil. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuch wesen, 21. — Rubner K. (1953). Die pflanzengeographische Grundlagen des Waldbaues. — Salisbury E. I. (1916). The oak-hornbeam woods of Hertfordshire. I—II. Journ. Ecol., 4. — Salisbury E. I. (1918). The oak-hornbeam woods of Hertfordshire. III—IV. Journ. Ecol., 6. — Salisbury E. I. (1925). The structure of woodlands. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 3. — Sieb K. (1954). Untersuchungen über die Verschiebung des Tageskompensationspunktes bei Schattenpflanzen mit zunehmender Belaubung des Waldes. Цит. по Walter, 1968. — Spaning M. (1941). Die Assimilation einiger Frühjahrs- und Sommerpflanzen im Verlaufe ihrer Vegetatiensperiode. Jahrb. Wiss. Bot., 89. — Sparling J. H. (1967). Assimilation rates of some woodlands herbs in Ontario. Bot. Gaz., 128, 3—4. — Struik G. I. (1965). Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. Ecology, 46, 4. — Tansley A. G. (1949). Introduction to plant ecology. — Tranquillini W. (1960). Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 5, II. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, II.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 15 IV 1971).

SUMMARY

Seasonal rhythms of development and of CO_2-assimilation as well as photosynthesis rate during light and shade phase are compared for plants ef herbaceous cover of west-european deciduous forests and for those of east-european oak woods of the forest-steppe zone. In the latter case, due to concise spring and especially to the short light phase, spring development is very rapid and photosynthesis is much higher, both in prevernal ephemerals and in summer-vegetating herbs (in the beginning of their vegetation). Some species change eastwards their phenorhythmotype.

УДК 582.663 (47+57)582

Ю. Д. Гусев

ОБЗОР РОДА *AMARANTHUS* L. В СССР

YU. D. GUSEV. THE SURVEY OF GENUS *AMARANTHUS* IN THE U. S. S. R.

На основании критической обработки большого гербарного материала по роду *Amaranthus* с территории СССР и литературных данных установлено, что в СССР произрастает 14 видов этого рода. Все они занесены сюда человеком, причем преобладают виды американского происхождения, занесенные недавно. Приведен краткий обзор рода в пределах СССР с ключом для определения видов и подвидов.

Род *Amaranthus* L. — щирица, амарант — содержит около 75 видов, произрастающих в теплых и умеренных зонах земного шара.

В СССР встречается только subgen. *Amaranthus,* характеризующийся однодомностью растений.

В ходе работы над обзором мною, кроме собственных сборов из европейской части СССР, изучены коллекции рода *Amaranthus* в гербариях Ботанического института АН СССР, Ленинградского, Московского, Киевского, Тартуского и Дальневосточного университетов, Всесоюзного института растениеводства, Главного ботанического сада АН СССР, Института ботаники АН УССР, Московского педагогического института им. В. И. Ленина, Ботанического сада АН Молдавской ССР и Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *AMARANTHUS* L. ФЛОРЫ СССР

1. Все соцветия (мелкие цимозные кисти, или клубочки) расположены в пазухах листьев и стебель облиствен до верхушки . . . . 10.
\+ Мелкие цимозные кисти (клубочки) собраны в верхушечное, удлиненное, ложноколосовидное, часто метельчато разветвленное соцветие, безлистное, по крайней мере в его верхней части; нередко имеются и укороченные пазушные соцветия, расположенные вдоль стебля и ветвей . . . . 2.
2. Листочков околоцветника и тычинок по 5; если же тычиночные цветки 3-членные, то растение имеет колючки (*A. spinosus*). Плод вскрывается круговой поперечной трещиной . . . . 3.
\+ Листочков околоцветника и тычинок по 2—3 (редко больше). Плод нераскрывающийся . . . . 8.
3. Листочки околоцветника пестичных цветков линейно-клиновидные, усеченные на верхушке, слегка превышающие плод. Соцветие очень плотное, обычно с короткими толстыми ветвями. Семя 1.0—1.2 мм в диаметре . . . . 6. *A. retroflexus* L.
\+ Листочки околоцветника другой формы, не превышающие плод. Соцветие обычно менее плотное, часто с длинными ветвями . . 4.
4. Растения с 2 шипами в пазухах листьев. Листочки околоцветника пестичных цветков обратноланцетно-лопатчатые, до узкообратно-

яйцевидных, приблизительно равны по длине прицветнику. Семя темное, до 1.0 мм в диаметре . . . . 1. *A. spinosus* L.

\+ Растение без шипов. Листочки околоцветника другой формы, заметно короче прицветника. Семя темное или светлое . . . . . . 5.

5. Листочки околоцветника пестичных цветков ромбически-обратнояйцевидные, до широколопатчатых, внутренние — притупленные или выемчатые на верхушке. Ветви столбика отогнутые. Соцветие с длинными, повислыми от основания ложными колосьями. Семя 1.2—1.3 мм в диаметре . . . . 2. *A. caudatus* L.

\+ Листочки околоцветника пестичных цветков ланцетные, узкояйцевидные или узкоэллиптические. Ветви столбика прямые или отклоненные. Соцветия с прямостоячими, отклоненными или горизонтально отстоящими ложными колосьями, иногда поникающими в их верхней части . . . . 6.

6. Прицветник превышает ветви столбика и почти в 2 раза длиннее околоцветника. Сорное недекоративное растение, обычно зеленое, часто оливково-зеленое, нередко с темной красноватой пигментацией. Семя темно-коричневое, 1.0—1.3 мм в диаметре . . . . 4. *A. hybridus* L.

\+ Прицветник не превышает ветви столбика и не более чем в 1.5 раза длиннее околоцветника. Семя темно-коричневое или светлое (цвета слоновой кости или розовое). Декоративные растения, с соцветиями обычно различных тонов, чаще красных, реже желтых или зеленых . . . . 7.

7. Ложные колосья плотные. Прицветники достигают концов ветвей столбика или слегка превышают их. Ветви столбика утолщенные в основании. Семя светлое, 1.2—1.4 мм в диаметре . . . . 3. *A. hypochondriacus* L.

\+ Ложные колосья неплотные. Прицветник в нормальном положении (под углом к оси цветка) не превышает или мало превышает плод. Ветви столбика тонкие в основании. Семя темное, 1.0—1.3 мм в диаметре . . . . 5. *A. cruentus* L.

8. Листочков околоцветника 2—3. Стебли и листья снизу по жилкам редко курчаво опушенные. Плод 2—3 мм длины, продолговато-яйцевидный, с 3 отчетливыми зелеными продольными жилками. Семя 0.9—1.2 мм в диаметре . . . . 13. *A. deflexus* L.

\+ Листочков околоцветника 3. Растение голое, или почти голое. Плод 1.0—2.5 мм длины, другой формы . . . . 9.

9. Листья на верхушке широковыемчатые или закругленные, в основании круто клиновидно суженные. Кроме удлиненных верхушечных ложных колосьев, по всему стеблю и ветвям имеются укороченные пазушные соцветия. Прицветники треугольно-ланцетные, вдвое короче околоцветника. Листочки околоцветника узколанцетные. Плод 1.5—2.5 мм длины, эллиптический, гладкий или слабо морщинистый. Семя 1.2—1.5 мм в диаметре . . . . . 14. *A. lividus* L.

\+ Листья на верхушке узковыемчатые, в основании сердцевидные, закругленные или клиновидные. Соцветие верхушечное, метельчатое, из удлиненных, тонких, ложных колосьев. Прицветники яйцевидные, до ланцетных, равны околоцветнику или короче его. Листочки околоцветника пестичных цветков обратноланцетные, тычиночных — продолговатые. Плод 1.0—1.5 мм длины, сжатояйцевидный, сильно морщинистый. Семя 1.0—1.1 мм в диаметре . . . . 12. *A. viridis* L.

10. Листочков околоцветника 5, они обратнояйцевидные до лопатчатых, к основанию длинно и сильно (черешковидно) суженные, листья яйцевидно-ромбические, волнисто-городчатые, до 1.5 см длины. Тычинок 5. Семя 0.7—1.0 мм в диаметре . . . . 8. *A. crispus* (Lesp. et Thév.) N. Terrac.

\+ Листочков околоцветника 3—4 (реже 5), они от яйцевидно-ланцетных

до обратноланцетных и лопатчатых, но не суженные черешковидно. Тычинок 3—4 . . . . 11.

11. Листочков околоцветника 4, иногда 5. Тычинок 4. Стебли обычно лежачие, от основания ветвистые. Листья обратнояйцевидные, лопатчатые или продолговато-обратноланцетные. Семя 1.3—1.7 мм в диаметре . . . . 7. *A. blitoides* S. Wats.

\+ Листочков околоцветника и тычинок по 3. Стебли прямые или восходящие. Листья от яйцевидных и ланцетных до обратнояйцевидных и лопатчатых . . . . 12.

12. Прицветники шиловидные в 2 раза длиннее околоцветника. Листья продолговато-обратнояйцевидные или лопатчатые, реже эллиптические, на верхушке округлые или слегка выемчатые, по краю слегка волнистые. Семя 0.8—1.0 мм в диаметре . . . . 10. *A. albus* L.

\+ Прицветники от узколанцетных до яйцевидно-ланцетных, короче околоцветника, реже равны ему. Листья другой формы. Семя 1.1—1.5 мм в диаметре . . . . 13.

13. Околоцветник длиннее плода. Листья 4—15 см длины, яйцевидно-ромбические, продолговато-яйцевидные, до ланцетных, тупые или немного выемчатые на верхушке, с длинными черешками, зеленые, красные или пестрые многоцветные. Семя 1.1—1.4 мм в диаметре . . . . 9. *A. tricolor* L.

\+ Околоцветник короче плода или равен ему. Листья 1—5 см длины, продолговатые, ланцетные, эллиптические или ромбически-эллиптические, с длинными или короткими черешками, зеленые . . 14.

14. Листья эллиптические или ромбически-эллиптические. Листочки околоцветника эллиптические или яйцевидно-ланцетные. Семя 1.3—1.6 в диаметре . . . . 11а. *A. graecizans* L. subsp. *sylvestris* (Vill.) Brenan

\+ Листья продолговатые, обратноланцетные, до линейных. Листочки околоцветника продолговатые, ланцетные или ланцетно-шиловидные. Семя до 1.3 мм в диаметре . . . . 15.

15. Листочки околоцветника пестичных цветков продолговатые, ланцетные или продолговато-эллиптические, на верхушке туповатые, с малозаметным шипиком, короче плода. Семя 1.1—1.3 мм в диаметре . . . . 11б. *A. graecizans* L. subsp. *graecizans*

\+ Листочки околоцветника ланцетно-шиловидные, на верхушке постепенно переходящие в небольшую ость, иногда слегка превышающую плод. Семя 0.9—1.1 мм в диаметре . . . . 11в. *A. graecizans* L. subsp. *thellungianus* (Nevski) Gusev.

Секция 1. Amaranthus

Тип: лектотип рода — *A. caudatus* L.

1. **A. spinosus** L. 1753, Sp. Pl.: 991; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3: 371; Капеллер, 1947, Фл. Груз. 3: 191, опис. по груз. — **Щ. колючая.**

В СССР: указано для юго-зап. Грузии; очень редко, как рудеральное.

Вне СССР: тропические и субтропические области Америки, Африки, Азии и Европы, заносится и севернее, до Канады, Великобритании и Швеции. Родиной вида, вероятно, является тропическая Америка, откуда он распространился как рудеральное, сорное и культурное растение.

2. **A. caudatus** L. 1753, Sp. Pl.: 990; Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3: 856, Васил. 1936, Фл. СССР 6: 360; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3: 171. — *A. leucospermus* auct., non S. Wats.: Васил. 1936, Фл. СССР 6: 360. — **Щ. хвостатая.**

В СССР: в культуре на юге и западе европейской части, в Закавказье, Средней Азии, на юге Приморского края; в южных районах иногда как одичалое рудеральное.

Вне СССР: издавна культивируется как зерновое и декоративное растение в тропических и субтропических странах, в умеренных зонах —

только как декоративное, изредка дичающее. Вид, вероятно, культурного происхождения из Южн. Америки.

3. **A. hypochondriacus** L. 1753, Sp. Pl. : 991; Sauer, 1967, Ann. Missouri Bot. Gard. 54, 2 : 110. — *A. leucocarpus* S. Wats., 1875, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 10 : 347. — *A. leucospermus* S. Wats., 1887, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 22 : 446, nom. superfl. — **Щ. темная.**

В СССР: Зауером (Sauer, l. c. : 136) указана для крайнего юга Приморского края, откуда он исследовал гербарный образец 1898—1899 гг. сбора.

Вне СССР: в тропических и субтропических зонах земного шара, как культурное зерновое и декоративное растение; иногда дичает. Вид культурного происхождения.

4. **A. hybridus** L. 1753, Sp. Pl. : 990; Remmel, 1971, Eesti NSV Fl. 8 : 127, descr. eston. — *A. chlorostachys* Willd. 1790, Hist. Amaranth. : 34, tab. 10, fig. 19. — *A. hybridus* subsp. *hypochondriacus* (L.) Thell. var. *chlorostachys* (Willd.) Thell. 1912, Fl. Adv. Montpell. : 205; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 172 (sine subsp.). — **Щ. гибридная.**

В СССР: Прибалтика, Крым, зап. и вост. Закавказье (на низменности), редко.

Вне СССР: Америка, Европа, Вост. Азия, Сев. и южн. Африка, Австралия. Родина — Америка.

5. **A. cruentus** L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1269; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 109; — *A. paniculatus* L. 1763, Sp. Pl. ed. 2 : 1406; Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 856; Шмальг. 1897, Фл. ср. и южн. Росс. 2 : 358; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 361; он же 1964, в Маевск. Фл. ср. пол. европ. ч. СССР, изд. 9 : 275. — *A. hybridus* L. var. *paniculatus* (L.) Uline et Bray, 1894, Mem. Torr. Bot. Club, 5 : 145. — *A. hybridus* L. subsp. *cruentus* (L.) Thell. var. *paniculatus* (L.) Thell. 1912, Fl. Adv. Montpell. : 205; Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 172 (sine subsp.). — **Щ. багряная, метельчатая.**

В СССР: южн. и средн. полоса европейской части, Кавказ — в нижних поясах, довольно редко; Сибирь — юг Иркутской и Читинской областей, очень редко; Средняя Азия — все районы, Приморский край и юг Хабаровского, редко. В культуре и одичало. В садах, огородах, на сорных местах, реже полях.

Вне СССР: тропические, субтропические и отчасти умеренные зоны земного шара. Декоративное, зерновое и рудеральное растение. Вид культурного происхождения из Центр. Америки.

6. **A. retroflexus** L. 1753, Sp. Pl. : 991; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 399; Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 856; Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 989; Шмальг. 1897, Фл. ср. и южн. Росс. 2 : 359; Крылов, 1909, Фл. Алтая и Томск. губ. 5 : 1143; он же, 1930, Фл. Зап. Сиб. 4 : 977; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 362; он же, 1964, в Маевск. Фл. ср. пол. европ. ч. СССР, изд. 9 : 275; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд., 2, 3 : 172; Опред. высш. раст. Коми АССР, 1962 : 164; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 109. — **Щ. запрокинутая.**

В СССР: европейская часть — везде до подзоны северной тайги (за Полярным кругом найдена И. С. Хантимером в 1957 г. на железнодорожной станции Сивая Маска); Кавказ — везде до среднегорного пояса; юг Зап. и Вост. Сибири, нередко (северная граница проходит в Тюменской, Томской, Иркутской и Читинской областях); Дальн. Восток — Амурская и Приморская области, юг Хабаровского края, Сахалин; Средняя Азия — везде (кроме высокогорий), обычна, в среднегорном поясе редко. Сорное и рудеральное. В огородах, садах, на полях пропашных и бахчевых культур и многолетних трав, в парках, на пустырях, свалках, улицах, дворах, железнодорожных насыпях, обочинах дорог, реже выгонах, по берегам озер, рек и оросительных канав.

Встречаются 2 разновидности:

var. **retroflexus** — с прицветниками в 2 раза длиннее цветка. Редко.

var. **delilei** (Richter et Loret) Thell. 1907, Vierteljahrsschr. N. G. Zürich, 52 : 442 — с прицветниками не более чем в 1.5 раза длиннее цветка. Обычно.

Вне СССР: космополит (везде, кроме холодных областей). Происходит из Сев. Америки.

Секция 2. **Blitopsis** Dumort. 1827, Fl. Belg.: 19

Лектотип: *A. blitum* L. (*A. lividus* L.).

7. **A. blitoides** S. Wats. 1877, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 12 : 273; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 363; он же, 1964, в Маевск. Фл. ср. пол. европ. ч. СССР, изд. 9 : 274; Мефферт и Никитин, 1948, Фл. Туркм. 3 : 10; Опред. высш. раст. Коми АССР, 1962 : 164; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 110; Бутков, 1953, Фл. Узбек. 2 : 341; Якубова, 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 84; Сосков, 1968, Фл. Тадж.ССР, 3 : 463. — **Щ. жминдовидная.**

В СССР: южн. (часто) и средн. (нередко) полоса европейской части, очень редко в таежной зоне [самые северные находки на железных дорогах в Ленинградской обл. (найдена мною в 1967 г. на ст. Гатчина—Варшавская и Н. Н. Цвелевым в 1970 г. на ст. Лагерная близ Луги), в Вологодской обл. (найдена П. И. Белозеровым в 1953 и 1954 гг. у ст. Вологда II и мною в 1970 г. на ст. Сухона) и в Коми АССР (найдена И. С. Хантимером и 1954 г. на ст. Печора)]; Кавказ — все районы, до среднегорного пояса (в Закавказье изредка заносится в среднегорный); Казахстан — весь (на севере редко); Сибирь — юг Красноярского края; Дальн. Восток — недавно найдена Шимановским на верхнем Амуре, на жел.-дор. насыпи (Ворошилов, 1966, Фл. Дальн. Вост. : 176); Средняя Азия — почти вся (равнинная часть и нижнегорный пояс), нередко. Сорное и рудеральное. На железнодорожных насыпях, пустырях, улицах, дворах, обочинах дорог, полях пропашных, бахчевых, зерновых культур, многолетних трав, реже по берегам рек и оросительных канав, на песках.

Вне СССР: Сев. Америка, Зап. Европа, Ближний Восток. Происходит из Сев. Америки.

8. **A. crispus** (Lesp. et Thév.) N. Terrac. 1890, Rendic. Accad. Sci. Fis. Mat. Napoli, ser. 2a, 4 : 188; Гусев, 1971, Бот. журн. 9 : 1360. — *Euxolus crispus* Lespinasse et Thévenau, 1859, Bull. Soc. Bot. France 6 : 656. — **Щ. курчавая.**

В СССР: Закарпатская обл. Рудеральное. Очень редко.

Вне СССР: Южн. и Сев. Америка, Южн. и Средн. Европа. Происходит из Аргентины.

9. **A. tricolor** L. 1753, Sp. Pl. : 989; Васил. 1936, Фл. СССР, 6 : 363; Бутков, 1953, Фл. Узбек. 2 : 342; Корнилова, 1960, Фл. Казах. 3 : 322. — **Щ. трехцветная.**

В СССР: в культуре в Южн. Казахстане и вост. Узбекистане. Очень редко.

Вне СССР: тропические и субтропические зоны земного шара. Распространено в культуре как овощное и декоративное растение. Происходит из Южн. и Юго-Вост. Азии.

10. **A. albus** L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1268; Шмальг. 1897, Фл. ср. и южн. Росс. 2 : 359; Крылов, 1930, Фл. Зап. Сиб. 4 : 978; Васил. 1936, Фл. СССР, 6 : 364; он же, 1964, в Маевск. Фл. ср. пол. европ. ч. СССР, изд. 9 : 274; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 174; Бутков, 1953, Фл. Узбек. 2 : 338; Якубова, 1955, Фл. Кирг. ССР, 5 : 85; Опред. высш. раст. Коми АССР, 1962 : 164; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 110; Ворошил. 1966, Фл. Дальн. Вост. : 176; Сосков, 1968, Фл. Тадж.ССР, 3 : 463. — **Щ. белая.**

В СССР: южн. (часто) и средн. (нередко) полоса европейской части; самые северные нахождения на железных дорогах в южн. Карелии (Фагерстрем и Лутер нашли в 1943 г. на ст. Петрозаводск, мною найдена в 1968 г. на ст. Кондопога) и на западе Коми АССР (найдена И. С. Хантимером в 1945 г. на ст. Княжпогост); Кавказ — везде (до среднегорного пояса), нередко; Центр. и Сев. Казахстан, нередко; 1 цветущее растение было найдено в 1959 г. Е. В. Дорогостайской в Арктике, на 69°20′ с. ш.

в г. Норильске (определено мною); Средняя Азия — все районы (на равнине и в нижнегорном поясе), нередко; Дальн. Вост. — юг Амурской и Читинской областей и Хабаровского края, Приморский край, редко. Сорное, рудеральное. На полях пропашных, бахчевых, реже других культур, в огородах, на обочинах дорог, железнодорожных насыпях, пустырях, иногда в садах, на выгонах, берегах рек и озер.

Вне СССР: космополит, но главным образом в субтропических и умеренных зонах. Происходит из Сев. Америки.

11. **A. graecizans** L. 1753, Sp. Pl. : 990; Б. Федч. и Флеров, 1909, Фл. Европ. Росс. 2 : 364; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 365; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 110. — *A. blitum* auct., non L. : Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 857. — **Щ. маскированная.**

В СССР: юг Украины; Кавказ — весь (до среднегорного пояса); Средняя Азия — почти вся (до среднегорного пояса), не указана в восточных районах. Сорное и рудеральное. В огородах, садах, полях зерновых и технических культур, реже на сорных местах. Встречаются 3 подвида.

Вне СССР: Средиземноморье, Средн. Европа, Зап. и Центр. Азия, Индия, Африка, Австралия. Происходит из Средиземноморья и Юго-Зап. Азии.

11а. Subsp. **sylvestris** (Vill.) Brenan, 1961, Watsonia 4, 6 : 273. — *A. sylvestris* Vill. 1807, Cat. Pl. Jard. Strasb. : 111. — *A. pallidus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 399. — *A. sylvestris* («*sylvester*») Desf. 1804, Tabl. Ecole Bot.: 44, nom. nud.; Boiss. 1870, Fl. Or., 4 : 990; Вульф, 1947, Фл. Крыма, 2, 1 : 116. — *A. blitum* auct., non L. : Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 364. Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 171; Бутков, 1953, Фл. Узбек. 2 : 341; Сосков, 1968, Фл. Тадж.ССР 3 : 464.

В СССР: европейская часть — юго-запад Украины, Крым (до нижнегорного пояса), нередко; Кавказ — весь (до среднегорного пояса), кроме северной степной части, довольно редко; Средняя Азия — Южн. Казахстан. Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, до среднегорного пояса, нередко.

11б. Subsp. **graecizans.** — *A. graecizans* L. 1753, l. c. : 990, s. str.; Васил. 1936, цит. соч. : 365; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 174; Мефферт и Никитин, 1948, Фл. Туркм. 3 : 11. — *A. angustifolius* Lam. 1783, Encycl. Meth. 1 : 115, s. str.; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 399. — *A. blitum* γ *angustifolius* (Lam.) Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 859.

Подвид занимает промежуточное положение между двумя другими подвидами.

В СССР: Кавказ — Дагестан, вост. Закавказье, до нижнегорного пояса; Средняя Азия — Туркмения. Нередко.

11в. Subsp. **thellungianus** (Nevski) Gusev, comb. nova. — *A. thellungianus* Nevski, 1937, Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS, ser. 1, 4 : 311; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 365, опис. по русск.; Мефферт и Никитин, 1948, Фл. Туркм. 3 : 12; Бутков, 1953, Фл. Узбек. 2 : 342; Сосков, 1968, Фл. Тадж.ССР 3 : 465.

В СССР: Ср. Азия — южные районы. Нередко.

12. **A. viridis** L. 1763, Sp. Pl., ed. 2 : 1405; Гусев, 1971, Бот журн. 56, 9 : 1359. — *A. gracilis* Desf. 1804, Tabl. École Bot. : 43. — *A. hybridus* Kazakov et Mesczerjakov, 1968, Изв. АН Туркм.ССР, сер. биол. наук, 1 : 90, рис. 1, *2*, «*hybridum*», descr. ross., non. L. — **Щ. зеленая.**

В СССР: Средняя Азия — южн. Туркмения (в городском сквере в Ашхабаде), южн. Таджикистан (на хлопковых полях). Очень редко.

Вне СССР: тропические и субтропические зоны земного шара; занесено в некоторые страны Зап. Европы. Сорное и в культуре (как овощное). Происходит, возможно, из тропической Америки.

13. **A. deflexus** L. 1771, Mantissa Alt. : 295; Шмальг. 1897, Фл. ср. и южн. Росс. 2 : 360; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 366; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 174; Мефферт и Никитин, 1948, Фл. Туркм. 3 : 12; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 110. — **Щ. согнутая.**

В СССР: европейская часть — юг Одесской и Херсонской областей, Молдавская ССР (в Кишиневе), Крым, редко; Кавказ — Краснодарский край, Грузия и Азербайджан, до нижнегорного пояса, редко, Средняя Азия — Туркмения, очень редко. Сорное и рудеральное. В садах, виноградниках, питомниках, парниках, на пустырях, у заборов, дорог.

Вне СССР: Америка, Южн. и Средн. Европа, Сев. и южн. Африка, Индия, Австралия, Нов. Зеландия. Происходит из Южн. Америки.

14. **A. lividus** L. 1753, Sp. Pl. : 990; Шмальг. 1897, Фл. ср. и южн. Росс. 2 : 359; Васил. 1936, Фл. СССР 6 : 366; он же, 1964, в Маевск. Фл., изд. 9 : 274; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2, 3 : 175; Aellen, 1964, Fl. Europ. 1 : 110. — *A. blitum* L. 1753, Sp. Pl.: 990; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 399; Fleisch. 1853, Fl. Esth., Liv. u. Kurl. : 252; Б. Федч. и Флеров, 1909, Фл. Европ. Росс. 2 : 365; Крылов, 1909, Фл. Алт. и Томск. губ. 5 : 1143; Корнилова, 1960, Фл. Казах. 3 : 321. — *Albersia blitum* (L.) Kunth, 1839, Fl. Berol, 2 : 144; Fenzl, 1851, in Ledeb. Fl. Ross. : 859; Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 991. — *Amaranthus viridis* auct., non L. : Вульф, 1947, Фл. Крыма 2, 1 : 116. — *A. angustifolius* auct., non Lam. : Крылов, 1930, Фл. Зап. Сиб. 4 : 978. — **Щ. синеватая.**

В СССР: европейская часть — южная (часто) и средняя (нередко) полоса (северная граница проходит по Псковской, Калининской, Ярославской, Костромской областям, югу Пермской и Свердловской областей); Кавказ — почти везде (не указан в Армении), на низменности и в предгорьях, реже поднимается до среднегорного пояса; Сибирь — юг Зап. Сибири (нередко), Вост. Казахстан (редко), северная граница проходит по Тюменской, Новосибирской и Кемеровской областям; Дальн. Восток — юг Амурской обл., Приморский край; Средняя Азия — южн. и вост. районы, редко. Сорное и рудеральное. В огородах, садах, на свалках, улицах, обочинах дорог, полях, реже по берегам рек и оросительных каналов.

Вне СССР: Зап. Европа (кроме севера), Южн. Азия, Китай, п-ов Корея, Япония, Сев. и тропич. Африка, Америка, Австралия, Нов. Зеландия, Океания. Сорное, рудеральное, реже культивируемое (овощное) растение. Происходит, вероятно, из тропических стран и Средиземноморья.

Все виды *Amaranthus* в СССР, вероятно, занесены или интродуцированы из субтропических и тропических областей земного шара. Некоторые виды, происходящие из Средиземноморья и Южной Азии, по-видимому, занесены очень давно и являются археофитами; таковы *A. graecizans* и *A. lividus*. Преобладают виды американского происхождения. Наиболее широко в СССР распространен *A. retroflexus* — первая из американских щириц, проникших на территорию нашей страны (в XVIII в.). *A. hypochondriacus*, *A. deflexus*, *A. albus* и *A. hybridus* известны на рассматриваемой территории с середины — конца XIX в. Только в XX в. появились у нас *A. blitoides* (первая известная находка в 1908 г. в Казахстане), *A. crispus* (в 20-х годах в Закарпатье), *A. spinosus* (в 1930 г. в Аджарии), *A. viridis* (в 1963 г. в Таджикистане). В настоящее время *A. retroflexus*, *A. albus*, и особенно, *A. blitoides* быстро расширяют свой ареал.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 XI 1971).

SUMMARY

14 species of the genus *Amaranthus* grow nowadays within the borders of the U. S. S. R. All of them pertain to the subgenus *Amaranthus*, comprising monoecious species; all were brought here by man at different times and are met almost without exceptions as weed, ruderal and cultural plants. The mediterranean species *A. graecizans* and *A. lividus*, which are likely to be archeophytes here, have penetrated here earlier than all others. Later the american species have immigrated, which now prevail and continue spreading. Rapidly enlarging their area are *A. retroflexus*, *A. albus* and, especially, *A. blitoides*, which (as well as *A. crispus*, *A. spinosus* and *A. viridis*) appeared on the territory of the U. S. S. R. only in the current century. The article gives a key for determination of species, shows distribution and habitats for each of them.

УДК 581.162.4 : 581.8 : 582.572.2

В. П. Печеницын

ДВОЙНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ВИДОВ *TULIPA* С *FRITILLARIA*-ТИПОМ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

С 4 таблицами рисунков

V. P. PECHENITSYN. THE DOUBLE FERTILIZATION IN SPECIES OF *TULIPA* WITH *FRITILLARIA*-TYPE EMBRYO SAC

Рассмотрен процесс двойного оплодотворения у 5 видов *Tulipa*, имеющих зародышевый мешок *Fritillaria*-типа. Наблюдавшаяся картина процесса оплодотворения противоречит трактовке его предшествующими исследователями, ошибочно принимавшими нижнее полярное ядро за спермий. Критически рассмотрены также и некоторые более поздние теоретические положения И. Д. Романова, касающиеся участия нижнего полярного ядра в процессе оплодотворения.

Процесс оплодотворения у тюльпанов с зародышевым мешком *Fritillaria*-типа изучен довольно слабо и сведения по этому вопросу весьма противоречивы.

Гиньяр (Guignard, 1900) сообщает, что у *Tulipa gesneriana* L. верхнее полярное ядро до или после соединения со спермием спускается в халазальную часть зародышевого мешка, где вступает в контакт с нижним полярным ядром. На примере того же вида Эрнст (Ernst, 1901) и Симони (Simoni, 1938) установили следующее: 1) синергиды и антиподы дегенерируют до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 2) верхнее и нижнее полярные ядра сливаются перед оплодотворением; 3) спермии намного меньше женских половых ядер и окрашиваются значительно интенсивнее последних; 4) ядро яйцеклетки сливается со спермием в большое ядро, содержащее многочисленные ядрышки. Последнее явление, по современной классификации (Герасимова-Навашина, 1957, 1961), соответствует премитотическому типу оплодотворения.

Л. Д. Ефремова (1951) также сообщает о слиянии полярных ядер у тюльпанов до оплодотворения.

С другой стороны, И. Д. Романов (1944, 1957) приводит данные о том, что у тюльпанов с *Fritillaria*-типом зародышевого мешка нижнее полярное ядро не вступает в контакт со спермием и верхним полярным ядром и не принимает участия в образовании эндосперма.

Ранее при исследовании эмбриологии *T. vvedenskyi* Z. Botsch. нами было установлено, что оплодотворение у этого вида, имеющего *Fritillaria*-тип зародышевого мешка, происходит по постмитотическому типу. При этом нижнее полярное ядро не участвует в образовании эндосперма, хотя и вступает в контакт со спермием и верхним полярным ядром (Печеницын, 1965).

В дальнейшем для исследования были привлечены помимо *T. vvedenskyi* также *T. anadroma* Z. Botsch., *T. tschimganica* Z. Botsch., *T. affinis* Z. Botsch. и *T. butkovii* Z. Botsch. Особенности развития зародышевого мешка у данных видов, так же как и методика исследования, изложены в предыдущем сообщении (Печеницын, 1972).

У изученных видов тюльпанов яйцевой аппарат состоит из трех морфологически недифференцированных клеток, одна из которых, расположенная выше других, является синергидой и разрушается при вхождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок. В большинстве наблюдаемых случаев спермий проникает в ту клетку, которую мы называем в дальнейшем изложении яйцеклеткой, ядро которой является сестринским верхнему полярному ядру. Реже оплодотворяется клетка, расположенная на одном уровне с яйцеклеткой и чаще выполняющая роль второй синергиды, сохраняясь при этом вплоть до деления зиготы. Яйцеклетка после проникновения в нее спермия начинает расти и заметно опускается вниз, принимая булавовидную форму.

Спермии у изученных видов очень крупные. В момент вхождения пыльцевой трубки они имеют вытянутую или червеобразную форму и находятся в позднем телофатическом состоянии с одним-двумя выделившимися ядрышками. Один спермий вступает в контакт с ядром яйцеклетки, второй — с верхним полярным ядром, которое до этого никогда не контактирует с нижним полярным ядром. Некоторое время спермии сохраняют червеобразную форму (табл. I, *1*; табл. III, *15*). Затем они очень быстро заканчивают свой митотический цикл, гидратируются и становятся чаще всего морфологически неотличимы от ядра яйцеклетки (табл. I, *2*, *3*) и верхнего полярного ядра (табл. III, *13*, *14*, *16*, *17*). Как спермии в покоящемся состоянии, так и женские половые ядра содержат 2—3 ядрышка, что характерно для диких видов и культурных сортов тюльпанов (Newton, 1927; Бочанцева, 1937; Simoni, 1938).

Контактирующие спермий и ядро яйцеклетки окружаются густой цитоплазмой и располагаются в нижней расширенной части яйцеклетки, ближе к стенке, обращенной к халазе (табл. I, *2*, *3*). После периода покоя оба половых ядра вступают в профазу и становятся полностью подобны друг другу как по форме, так и по структуре (табл. I, *4—6*). Однако они отличимы друг от друга не только в стадии поздней профазы, после исчезновения ядерных оболочек и ядрышек, но даже в прометафазе, когда в каждой из двух групп хромосом можно подсчитать их количество, равное двенадцати (табл. II, *7*, *8*).

Собственно сингамия происходит в метафазе, где хромосомы обоих половых ядер располагаются в одну метафазную пластинку (табл. II, *9*). Таким образом, оплодотворение у изученных видов *Tulipa* протекает по постмитотическому типу.

Если профаза ядра яйцеклетки и спермия длится значительное время, то фазы деления зиготы протекают очень быстро. В поздней телофазе между дочерними ядрами возникает фрагмопласт и, с формированием клеточной перегородки, образуется двухклеточный проэмбрио (табл. II, *10—12*).

Второй спермий и находящееся в контакте с ним верхнее полярное ядро окружаются густой цитоплазмой и в большинстве случаев опускаются в халазальную часть зародышевого мешка.

У изученных нами видов *Tulipa* халазальный конец зародышевого мешка претерпевает депрессию (Печеницын, 1972), степень которой определяет поведение нижнего полярного ядра при оплодотворении. Наименее слабо депрессия выражена у *T. anadroma*. Чаще всего нижнее полярное ядро у этого вида имеет нежную структуру и содержит 2—4 ядрышка. В зрелом зародышевом мешке оно часто поднимается вверх и подходит близко к яйцевому аппарату или к верхнему полярному ядру. При оплодотворении нижнее полярное ядро почти всегда вступает в контакт со спермием и верхним полярным ядром, часто превышая их по величине. Лишь более темная окраска указывает на депрессию нижнего полярного ядра (табл. III, *13*).

У T. tschimganica нижнее полярное ядро в связи с сильной депрессией халазального конца представляет собой интенсивно окрашенный хроматиновый сгусток. Как правило, такое отмирающее ядро вообще не приближается к спермию и верхнему полярному ядру. Иногда оно все же

входит в цитоплазму, окружающую половые ядра, располагаясь весьма близко от них (табл. III, *17*). Как исключение нижнее полярное ядро у *T. tschimganica* вступает в контакт со спермием и верхним полярным ядром (табл. III, *18*), что возможно, по всей вероятности, лишь в тех очень редких случаях, когда терминальное халазальное ядро проделывает второй митоз без ярко выраженных признаков депрессии.

У *T. affinis*, *T. butkovii* и *T. vvedenskyi*, имеющих, по сравнению с *T. tschimganica*, более слабую депрессию халазального конца, нижнее полярное ядро почти всегда вступает в контакт с верхним полярным ядром и спермием или располагается в непосредственной близости от них (табл. III, *14—16*). У этих видов нижнее полярное ядро обычно меньше верхнего полярного и спермия и, окрашиваясь намного интенсивнее последних, имеет очень грубую хроматиновую структуру, сквозь которую с трудом видны ядрышки.

Постмитотическое слияние спермия с верхним полярным ядром у всех изученных нами видов протекает одинаково и не зависит от поведения, формы и структуры нижнего полярного ядра. После периода покоя спермий и верхнее полярное ядро вступают в профазу, по мере развития которой нижнее полярное ядро превращается в плотный пикнотический сгусток и на стадии поздней профазы половых ядер отходит от них (табл. IV, *19—22*).

В прометафазе хромосомы спермия и верхнего полярного ядра образуют отдельные группы, объединяющиеся в метафазе, которую можно считать метафазой первичного ядра эндосперма (табл. IV, *23*, *24*). Нижнее полярное ядро в виде сгустка хроматина находится на некотором расстоянии от метафазной пластинки, образуя иногда выпячивания хроматина, сохраняющиеся вплоть до образования двух ядер эндосперма (табл. IV, *24—26*). В дальнейшем нижнее полярное ядро не делится, но и не элиминируется долгое время, сохраняясь в виде ярко окрашенной капли хроматина до стадии 8—16 ядер эндосперма, не принимая участия в его образовании (табл. IV, *27*). Вследствие этого эндосперм у изученных видов диплоидный, что было подтверждено непосредственным подсчетом хромосом в метафазе первичного ядра эндосперма.

Ко времени метафазы первичного ядра эндосперма спермий и ядро яйцеклетки находятся в покоящемся или раннем профатическом состоянии. В момент деления зиготы в зародышевом мешке присутствуют 2—4 ядра эндосперма, деление которых происходит синхронно. У поздноцветущих *T. anadroma* и *T. butkovii*, у которых процессы опыления и оплодотворения происходят при высокой температуре окружающей среды, иногда наблюдалось почти одновременное вступление в профазу всех четырех половых элементов.

Как видно из приведенного описания процесса двойного оплодотворения, установленные нами особенности полностью противоположны приведенным в начале работы данным Эрнста (1901) и Симони (1938) как в отношении поведения синергид и половых элементов, так и в отношении типа оплодотворения. Указанные авторы, судя по их рисункам и описаниям, принимают темноокрашенное нижнее полярное ядро за спермий. При отсутствии нижнего полярного ядра контактирующие спермий и верхнее полярное ядро рассматриваются ими как 2 полярных ядра. Л. Д. Ефремова (1951) и Г. Г. Фурст (1962), описывая у *T. gesneriana* резко выраженную депрессию халазального конца и нижнего полярного ядра, отмечают тем не менее, что перед оплодотворением полярные ядра вступают в контакт. Эти авторы, так же как и предыдущие, принимают спермий и верхнее полярное ядро, сходные в покоящемся состоянии, за 2 полярных ядра.

И. Д. Романов (1944, 1957) первым установил, что у всех видов тюльпанов с *Fritillaria*-типом развития зародышевого мешка нижнее полярное ядро не принимает участия в оплодотворении и эндосперм является диплоидным. Эта особенность отмечена им для *T. alberti* Rgl., *T. tubergeniana* Hoog., *T. ingens* Hoog., *T. kaufmanniana* Rgl., *T. greigii*

Rgl., *T. ferganica* Vved. и *T. maximowiczii* Rgl. У всех этих видов, независимо от степени депрессии халазального конца зародышевого мешка, нижнее полярное ядро никогда не вступает в контакт со спермием и верхним полярным ядром. Последнее положение, хотя и не меняет сути дела, но нуждается в дополнительной проверке, поскольку у всех исследованных нами видов, взятых произвольно в силу их неизученности, установлено наличие контакта нижнего полярного ядра со спермием и верхним полярным ядром.

Романов (1944) считает триплоидный эндосперм, возникающий при нормальном типе зародышевого мешка от слияния двух гаплоидных полярных ядер и спермия, явлением примитивным. С другой стороны, увеличение или уменьшение степени плоидности эндосперма рассматривается им как прогрессивный процесс. Он приводит интересный ряд картин двойного оплодотворения, указывающий на изменчивость в ходе этого процесса, связанную с усилением депрессии халазального конца в пределах *Fritillaria*-типа развития зародышевого мешка, выделяя при этом 4 группы:

1. *Gagea chomutovae, Lilium* и *Fritillaria.* Депрессия относительно слабая и эндосперм пентаплоидный.

2. *Gagea parva.* Нижнее полярное ядро у этого вида выявляет все характерные признаки депрессии, хотя оно поднимается вверх и вступает в контакт с верхним полярным ядром и спермием. В первом делении ядра эндосперма лишь верхнее полярное ядро и спермий образуют нормально оформленные хромосомы, тогда как хроматин нижнего полярного ядра представлен в виде неправильных сгустков и капель, часть которых не включается в телофатические ядра и отмирает. В дальнейшем этот аномальный хроматин заметен в покоящихся ядрах эндосперма в виде интенсивно красящихся хромоцентров. Таким образом, эндосперм у *G. parva* диплоидный, хотя некоторое участие в его образовании принимает и нижнее полярное ядро.

3. *Tulipa greigii* и *T. kaufmanniana.* У них нижнее полярное ядро лишь незначительно поднимается вверх, но не доходит до верхнего полярного ядра и спермия и не вступает в контакт с ними. Эндосперм диплоидный.

4. *T. maximowiczii.* У этого вида нижнее полярное ядро вообще не образуется. Эндосперм диплоидный.

Среди изученных нами тюльпанов *T. tschimganica* относится к третьей группе видов, имея сходную с ними степень депрессии халазального конца зародышевого мешка.

Остальные виды — *T. anadroma, T. affinis, T. butkovii* и *T. vvedenskyi* — занимают промежуточное положение между второй и третьей группами. Нижнее полярное ядро у этих видов в большинстве случаев вступает в контакт с половыми ядрами, как у *Gagea parva*, но оно, так же как у *T. greigii* и *T. kaufmanniana*, совершенно не принимает участия в образовании эндосперма.

И. Д. Романов (1961 : 986) высказал предположение, что «...у всех цветковых растений, у которых нижнее полярное ядро отличается меньшей величиной и большей окрашиваемостью, в ядрах эндосперма будут наблюдаться хроматиновые массы». Происхождение этих масс обусловлено гетерохроматизацией нижнего полярного ядра. Наши наблюдения не подтверждают это положение по той причине, что у изученных нами видов *Tulipa* нижнее полярное ядро во время метафазы первичного ядра эндосперма вообще отходит от фигуры деления и в дальнейшем не принимает никакого участия в образовании ядер эндосперма.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцева З. П. (1937). Спермиогенез у тюльпанов и его изучение для целей кариосистематики. Бюлл. САГУ, 22, 38. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1961). Цитологические вопросы двойного оплодотво-

рения. В сб.: Морфогенез растений, II. — Ефремова Л. Д. (1951). Эмбриологическое исследование декоративных тюльпанов и их значение в садоводстве. Канд. диссерт. Гос. Публ. библ. им. В. И. Ленина, М. — Печеницын В. П. (1965). К эмбриологии тюльпана Введенского. Узб. биолог. ж., 2. — Печеницын В. П. (1972). Развитие зародышевого мешка *Fritillaria*-типа у некоторых среднеазиатских видов *Tulipa*. Бот. ж. 57, 2. — Романов И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. диссерт. Фундамент. библ. Ташкентск. гос. унив. им. В. И. Ленина — Романов И. Д. (1957). Зародышевый мешок в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 22, 3. — Романов И. Д. (1961). Происхождение особой структуры ядер эндосперма у *Gagea*. ДАН СССР, 141, 4. — Фурст Г. Г. (1962). Некоторые особенности эмбриологии тюльпана. Тр. Инст. генетики АН СССР, 26. — Ernst A. (1901). Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembrionie) von *Tulipa gesneriana* L. Flora, 88. — Guignard L. (1900). L'appareil sexuel et la double fecondation dans les Tulipes. Ann. Sci. Nat. Bot., VIII ser., II. — Newton W. C. F. (1927). Chromosome studies in *Tulipa*. Journ. Linnean Soc., 7. — Simoni D. (1938). Osservazioni sulla fertilita e Ricerche citologische-embriologische in *Tulipa gesneriana* L. Lavori eseguiti nell'Istituto di Bot. generale dell'Universita di Zurigo, Ser. II, 22.

Ботанический сад
Академии наук
Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 22 IV 1970).

SUMMARY

The investigation of the double fertilization in five species of *Tulipa* with Fritillaria-type embryo-sac has been carried out. The sperms and the female sexual nuclei are morphologically very much alike. The fusion of the sexual elements is of postmitotic type. The lower polar nucleus is depressed and does not take part in the process of endosperm formation, though as a rule it comes into contact with upper polar nucleus and sperm. The endosperm is diploid.

УДК 582.475.2 (470.342)582

А. С. Карпенко и М. П. Андреев

ФОРМЫ ЕЛЕЙ В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С 4 рисунками

A. S. KARPENKO AND M. P. ANDREEV. FORMS OF SPRUCES IN KIROV DISTRICT

Кировская область является частью территории, где идет интенсивная смена сибирской ели на европейскую. Для решения вопроса о разнообразии и географии форм елей на этой территории собранный материал проанализирован по методу Д. Н. Данилова (1943) и картографическим путем. 12% собранных шишек отнесены к ели европейской, менее 1% — к ели сибирской, остальные являются переходными формами между ними; среди последних преобладают более близкие к европейской ели. Наблюдается постепенное ослабление к юго-востоку и востоку влияния европейской ели и усиление влияния сибирской ели. Для области контакта двух видов елей намечено 6 переходных полос, 3 из них пересекают исследованную территорию.

Основными ценозообразователями в тайге европейской части СССР являются ели европейская *Picea abies* (L.) Karst. и сибирская *P. obovata* Ledeb. Типичные формы этих видов преобладают на окраинах лесной территории: *Picea abies* в Прибалтике, в Псковской области и на западе Калининской, в Белоруссии и Брянской области (Полянская, 1931; Панин, 1960; Милютин, 1963; Юркевич и Парфенов, 1967), а *P. obovata* — на Урале и частично в Предуралье в пределах Коми АССР (Альбенский, 1930; Говорухин, 1937; Воронов, 1957; Мамаев и Некрасов, 1968). Основная же часть лесов Русской равнины лежит в полосе перекрытия ареалов этих двух видов ели, где они уже редко встречаются в типичном выражении, а образуют гамму переходов. Территория наиболее интенсивной смены сибирской ели на европейскую охватывает, судя по публикациям (Альбенский, 1930; Данилов, 1943; Бобров, 1944, 1970; Панин, 1960; Бакшаева, 1962, 1966; Мамаев и Некрасов, 1968; Правдин и Коропачинский, 1969) и нашим данным, Пермскую, Кировскую, Вологодскую, Костромскую и Архангельскую области, Удмуртскую АССР и части Коми и Карельской АССР.

Проводя полевые исследования с целью составления карты растительности Кировской области, мы не могли оставить в стороне вопрос о разнообразии и географии форм елей на этой территории. Настоящая работа явилась продолжением аналогичных исследований, начатых одним из авторов в Удмуртии (Карпенко, 1968). Сбор материала велся во время маршрутных геоботанических исследований следующим образом: к каждому геоботаническому описанию фитоценозов со значительной ролью ели в древостое брали по 3 шишки от разных деревьев, стоящих в некотором удалении друг от друга. Всего было собрано и проанализировано 429 шишек.

Как известно, одним из основных критериев для различения в природе видов, разновидностей и форм елей является форма семенных чешуй из средних частей шишек: форма верхней части чешуй и их общие очертания. В основу изучения разнообразия верхней части семенных че-

шуй мы положили метод, разработанный Д. Н. Даниловым (1943). Он предложил выделять 4 признака: степень заострения семенных чешуй — главный признак (5 классов), тип их окончания (тупые и острые, к которым отнесены и округлые чешуи), характер образующей (окраинной) линии (цельнокрайние и зазубренные) и тип наружного края чешуй (прямые и волнистые). Мы использовали первые 3 признака, причем во втором из них вместо двух категорий выделяем 3: чешуи с острыми, тупыми и округлыми кончиками.

ТАБЛИЦА 1

Распределение шишек по степени заострения чешуй

Классы заострения чешуй	Угол заострения	Количество шишек (в процентах к общему числу собранных)
I	30° (до 45°)	—
II	60° (от 45 до 75°)	18
III	90° (от 75 до 105°)	67
IV	120° (от 105 до 135°)	15
V	150° (от 135°)	Меньше 1

Известно, что для сибирской ели характерны шишки с закругленными цельнокрайними незазубренными семенными чешуями. В удлинении чешуй, их заостренности и повышенной зазубренности проявляется влияние европейской ели. Европейская ель имеет чешуи клиновидно вытянутые, на концах заостренные или выемчатые.

В целом по Кировской области при анализе шишек по главному признаку — степени заострения чешуй — получены следующие результаты (см. табл. 1). Из 5 классов, выделенных Даниловым, здесь встречаются 4 (II—V).

Угол заострения в 60° характерен для *Picea abies*, угол заострения в 150° — для *P. obovata*. Из таблицы видно, что шишки с такими углами заострения встречаются довольно редко. Преобладают шишки с промежуточными углами, характерными для переходных форм елей, в совокупности названных В. Н. Сукачевым (1938) *Picea excelsa* Link var. *medioxima* Sukacz. Из них резко преобладают шишки с углом заострения 90° (67% от всех собранных шишек), более близкие к шишкам европейской ели. Данилов (1943) формы елей с такими шишками назвал «*P. excelsa* Link var. *medioxima* l. directianguli». В меньшем количестве (15%) встречаются шишки с углом заострения 120°, более близкие к сибирской ели. Формы с такими шишками названы Даниловым «*P. excelsa* Link var. *medioxima* l. anguloobtuso».



Рис. 1. Типы окончания семенных чешуй ели.

1 — острые (ос); *2* — тупые (т); *3* — округлые (о).

По форме наружного кончика чешуй мы выделяем, как это было отмечено выше, 3 типа (см. рис. 1)[1]: острые (ос), тупые (т) и округлые (о). В Кировской области преобладают шишки с тупыми чешуйками (63% всех собранных шишек); реже встречаются (23%) шишки с острыми кончиками чешуй, свойственными европейской ели и близким к ней формам; еще реже (14%) — шишки с округлыми кончиками, свойственными сибирской ели.

Окончания чешуй бывают цельнокрайние (ц), свойственные сибирской ели, или зазубренные (з), как у европейской ели. В Кировской области преобладают (75%) шишки с зазубренным краем, шишки цельнокрайние составляют 25%.

---

[1] Рисунки к статье оформлены Е. М. Смирновой под руководством А. А. Гербиха.

Пользуясь разработанной Даниловым системой обозначения типов чешуй в виде сочетания (формулы) приведенных выше индексов (I—V; ос, т, о; ц, з,) мы для каждой шишки составили формулу. Для шишек ели европейской она такова II(т+з), для сибирской V(о+ц). В Кировской области мы выделили 13 основных типов (см. табл. 2), из них 7 наиболее распространенных подчеркнуты. В табл. 2 не включены шишки с типами чешуй, встречающиеся в 1% случаев и реже.

ТАБЛИЦА 2

Распределение шишек но типам чешуй

Формулы типов чешуй		Количество шишек: абсолютное	Количество шишек: в процентах от общего числа собранных шишек
Ель европейская	II (ос + з)	10	2
	II (т + з)	42	10
Переходные формы, близкие к ели европейской	III (ос + з)	39	9
	III (ос + ц)	26	6
	III (т + з)	159	37
	III (т + ц)	25	6
	III (о + з)	28	6
	III (о + ц)	15	4
Переходные формы, близкие к ели сибирской	IV (ос + ц)	10	2
	IV (т + з)	18	4
	IV (т + ц)	9	2
	IV (о + з)	7	2
	IV (о + ц)	20	5
Очень редко встречающиеся типы		21	5
Всего		429	100%

Из этой таблицы хорошо видно, что основная часть (83%) собранных шишек относится к переходным формам между европейской и сибирской елями. Значительно меньше доля ели европейской (12%) и еще меньше (1%) — сибирской. Среди переходных форм более распространены (68%) те, которые имеют перевес признаков европейской ели: большая вытянутость чешуй (индекс III), заостренные, тупые и зазубренные кончики. Главными типами среди них являются III(т+з) и III(ос+з), на их долю приходится почти половина собранных в Кировской области шишек.

По очертанию чешуй шишек материалы, собранные в Кировской области, позволили выделить 5 основных типов: ромбические, обратнояйцевидные, гребешковые, веерообразные и округлые. Первый из них свойствен европейской ели, 2 последних — сибирской, второй и третий относятся к переходным типам и являются наиболее распространенными.

Интересно соотнести типы очертания чешуй с классами по углу заострения — главному признаку, положенному в основу деления шишек по форме верхней части семенных чешуй. Ромбические чешуи составляют 83% от всех, отнесенных ко II классу заострения (с углом в 60°), обратнояйцевидные и гребешковые преобладают в III классе (с углом в 90°) и в сумме дают 77%, веерообразные и округлые резко преобладают над другими в IV классе заострения (120°) и в сумме составляют 72%, с веерообразными чешуями была также шишка V класса заострения (угол больше 135°).

Известно, что шишки европейской ели отличаются большой длиной, значительно превышающей 10 см (местами до 19 см), а шишки сибирской ели — малыми размерами (4—5 см). В Кировской области средняя длина шишек, по нншим данным, 7.2 см с колебаниями от 4.5 до 11 см. Данилов приводит две цифры для двух обследованных им точек в Ки-

ровской области — 7 см и 6.8 см. По нашим измерениям гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) для этой территории также получена цифра 6.9 см. Различий практически нет. Таким образом, в Кировской области, лежащей в полосе перекрытия ареалов двух видов елей, шишки имеют среднюю длину между длиной шишек европейской и сибирской елей;

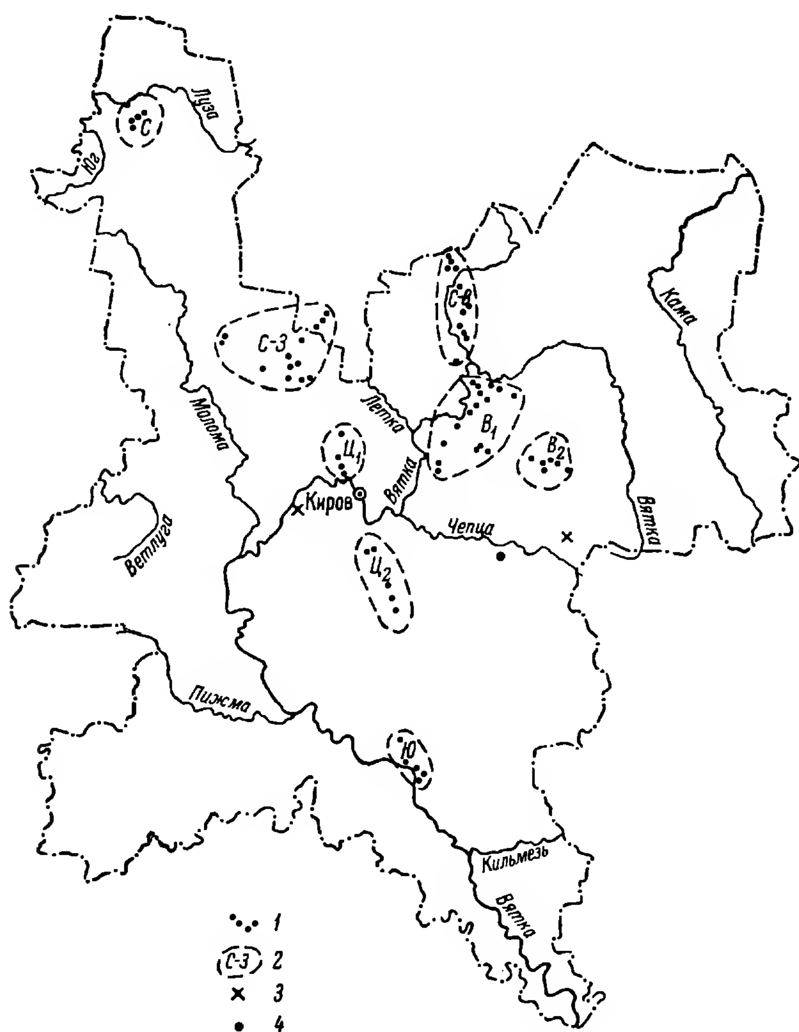


Рис. 2. Карта размещения точек сбора шишек ели на территории Кировской области.

Сборы авторов: *1* — точки сбора шишек; *2* — районы сбора шишек (расшифровка условных названий районов в тексте); *3* — сборы Д. Н. Данилова (1943); *4* — сборы Ю. Д. Цинзерлинга, хранящиеся в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

это связано, конечно, с преобладанием переходных форм елей. Не удалось проследить постепенного уменьшения размеров шишек на этой территории от европейской ели через переходные формы к сибирской, что отмечалось также А. В. Альбенским (1930) и В. А. Паниным (1960).

Таким образом, переход европейской ели в сибирскую очень постепенен, с целой гаммой промежуточных форм. Всех их мы объединяем только в 2 группы (см. табл. 2): переходные формы, близкие к ели европейской, и переходные формы, близкие к ели сибирской. Так же собственно поступили и другие исследователи (Данилов, 1943; Панин, 1960; Правдин и Коропачинский, 1969).

Интересно проследить изменчивость признаков ели в географическом аспекте. Для этого рассмотренные выше данные по шишкам Кировской области были нанесены на специальные рабочие картосхемы. Места, где нами проводился сбор шишек, обозначены на приводимой карте (рис. 2) точками, которые образуют несколько сгущений, называемых нами в дальнейшем районами сборов шишек: северный (С), северо-западный (С-З), северо-восточный (С-В), центральный к северу от Кирона ($Ц_1$), центральный к югу от Кирова ($Ц_2$), южный (Ю) и два восточных ($В_1$ и $В_2$). На этой карте также показаны 2 места сбора материала Даниловым (1943) и одна точка сборов Ю. Д. Цинзерлинга (по образцам, хранящимся в Гербарии БИНа). Сборы других авторов на территории Кировской области мы не нанесли на нашу карту, так как они представлены единичными экземплярами шишек, что для наших построений недостаточно.

Табл. 3 позволяет рассмотреть, как изменяются отдельные изучаемые признаки шишек ели от района к району.

ТАБЛИЦА 3

Процентные соотношения отдельных признаков и основных типов формы верхней части семениых чешуй ели по районам Кировской области

Отдельные признаки и основные типы семенных чешуй	Районы							
	С	С-З	С-В	$Ц_1$	$В_1$	$В_2$	$Ц_2$	Ю
	Число собранных шишек							
	19	49	88	93	63	73	18	25
Степень заострения								
II	32	23	18	14	12	9	16	8
III	63	71	65	69	72	71	67	76
IV	5	6	16	17	16	20	17	16
V	—	—	1	—	—	—	—	—
Форма наружного кончика								
ос	26	27	21	17	16	30	22	16
т	63	61	49	62	72	57	61	68
о	11	12	30	21	12	13	17	16
Типы окончания								
з	84	73	65	78	78	63	72	80
ц	16	27	35	22	22	37	28	20
Основные типы формы верхней части чешуй								
II (ос+з)	5	4	2	2	3	—	—	4
II (т+з)	21	12	9	11	9	7	11	4
III (ос+з)	11	12	11	7	6	7	6	4
III (ос+ц)	5	6	2	5	6	13	11	8
III (т+з)	37	37	24	40	49	34	44	44
III (т+ц)	—	6	9	3	5	12	—	4
III (о+з)	11	6	11	9	—	1	6	16
III (о+ц)	—	2	7	4	1	1	—	—
IV (ос+ц)	5	—	2	—	1	7	—	—
IV (т+з)	—	2	3	6	3	4	—	8
IV (т+ц)	—	2	2	1	3	1	—	8
IV (о+з)	—	—	1	1	6	1	—	—
IV (о+ц)	—	2	6	5	6	5	11	—

В каждом районе больше половины шишек относится к III классу заострения чешуй. Прослеживается следующая четкая закономерность в распределении шишек II и IV классов заострения: в северном и северо-западном районах количество шишек с индексом II в 4—6 раз превышает количество шишек с индексом IV; в районах южном и восточном втором наблюдается обратное соотношение — шишек с индексом IV в 2 раза больше, чем с индексом II; соотношение в остальных районах носит промежуточный характер. Таким образом, в восточном и юго-восточном направлении в общем постепенно возрастает угол заострения семенных

чешуй елей. Эту закономерность подметил Данилов еще в 1943 г.; по его расчетам, с увеличением долготы на 1° угол заострения увеличивается примерно на 3°. По нашим расчетам на основе материалов, собранных в Кировской области и Удмуртской АССР, на протяжении 7° по параллели получены почти такие же данные: на 1° долготы угол заострения возрастает примерно на 2.5°.

Слабее выражена закономерность в распределении шишек с различной формой наружного кончика чешуй. Самый большой процент во всех районах имеют шишки с тупым наружным кончиком (от 49 до 72%), на втором месте шишки с острыми конниками. Преобладание шишек с округлыми кончиками над шишками с острыми кончиками наблюдается лишь в двух районах: северо-восточном и одном из центральных ($Ц_2$).

Во всех районах резко преобладает тип зазубренных окончаний чешуй; незначительное увеличение числа шишек с цельнокрайными окончаниями наблюдается только в северо-восточном и 2-м восточным районах.

При анализе размещения типов шишек (по сочетанию индексов в формуле) наиболее распространенным в Кировской области оказался тип III(т+з); он преобладает во всех районах и составляет от 24 до 49% шишек. Ему, как правило, сопутствуют в довольно значительных количествах типы II(т+з) и III(ос+з), а также (в меньшей степени) III(о+з) и III(ос+ц). В каждом из районов наиболее распространены в основном 2—3, реже 4 типа, в сумме составляющие от 60 до 90% всех собранных здесь шишек. Причем типы II(т+з) и III(ос+з) преобладают вслед за типом III(т+з) в северном и северо-западном районах, а типы III(о+з) и III(ос+ц) больше тяготеют к югу и востоку области.

Примерно ту же закономерность показывает анализ распространения елей с разными очертаниями семенных чешуй. В северном районе преобладают ели с ромбическими (42%) и гребешковыми (21%) чешуями, в северо-западном — с обратнояйцевидными чешуями (36%) при большом удельном весе двух первых (20 и 29% соответственно), в двух центральных районах ($Ц_1$ и $Ц_2$) все эти 3 типа находятся примерно в равном соотношении и преобладают (в сумме давая 72 и 77%); в южном районе перевес переходит к елям с гребешковыми чешуями (36%) при большом распространении елей с обратнояйцевидными (24%) и веерообразными (20%) чешуями.

Из всего сказанного следует, что накопление признаков сибирской ели на территории Кировской области происходит в общем по направлению к юго-востоку и несколько слабее — к востоку, причом не ио всем параметрам в одном и том же направлении и с одинаковой скоростью. Например, угол заострения постепенно нарастает к южному и второму восточному районам, цельнокрайность — к северо-восточному и второму восточному, округление чешуек — к южному и северо-восточному и т. д.

Сравним полученные в Кировской области данные с результатами аналогичных исследований в Удмуртии (Карпенко, 1968). В Кировской области заметно значительное возрастание доли шишек с углами 90 и 60°, свойственными европейской ели и близким к ней формам: шишки с углами в 90° составляют 67% сборов против 29% в Удмуртии, а шишки с углами в 60° составляют 18%, в то время как в Удмуртии был найден единственный экземпляр. Параллельно наблюдается падение доли шишек с углами 120 и 150°, т. е. сибирской ели и близких к ней форм: шишек с углами 120° в Кировской области всего 15%, в то время как в Удмуртии 63%, с углом в 150° в Кировской области была найдена всего одна шишка, а в Удмуртии их 8%. На обеих территориях широко распространены шишки с тупыми кончиками: в Кировской области их 63%, в Удмуртии 73%. Примерно одинаково и соотношение данных по окончаниям чешуй: зазубренные окончания в Кировской области отмечены в 75% сборов, в Удмуртии — в 67%; заметен лишь некоторый рост в Удмуртии цельнокрайности чешуй шишек — цельнокрайние шишки в Кировской области составляют 25%, в Удмуртии — 33%. Если в Ки-

ровской олбасти наиболее распространенными типами чешуй являются III(т+з), II(т+з) и III(ос+з), то в Удмуртии IV(т+з). Ель европейская с формулой II(т+з) в Кировской области составляет 10%, а в Удмуртии найден ее единственный экземпляр; напротив, ель сибирская в Кировской области также была найдена в единственном экземпляре, а в Удмуртии она составляет примерно 2% сборов.

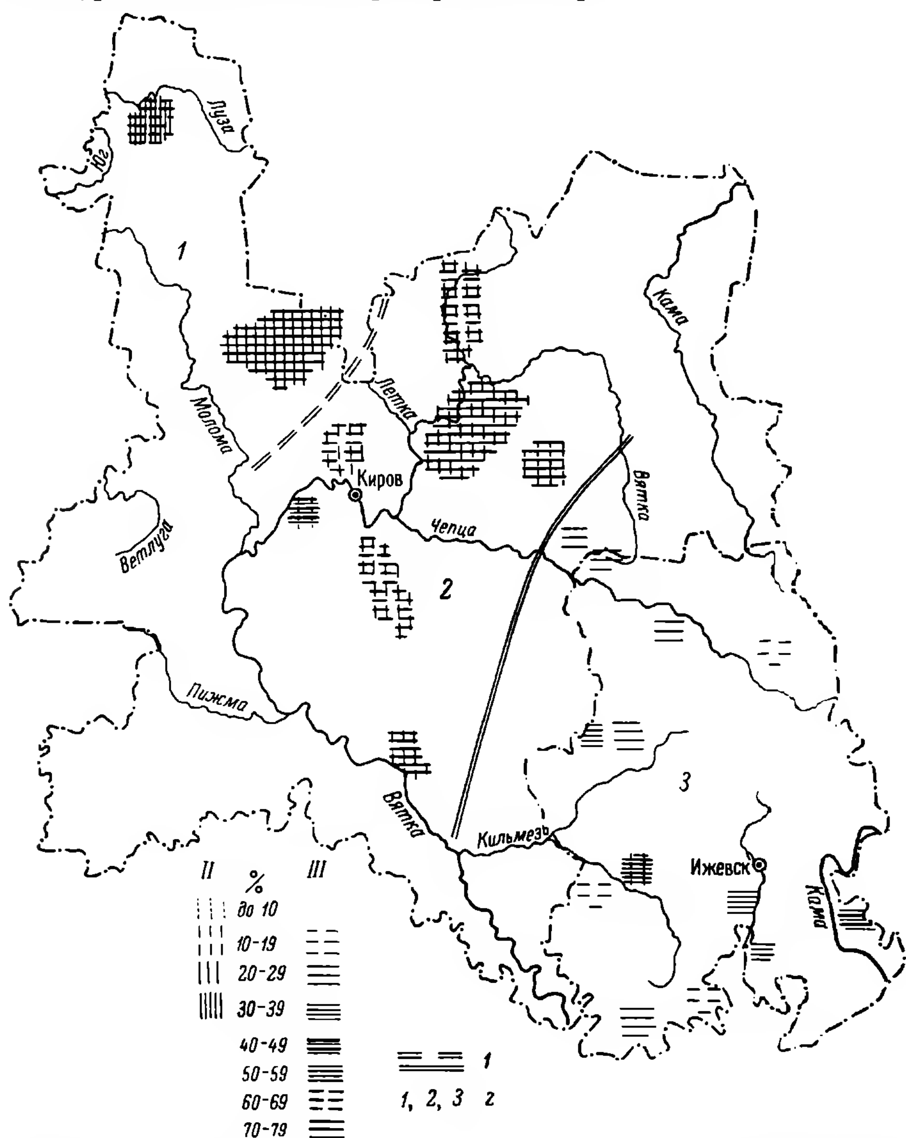


Рис. 3. Карта процентного участия в районах сборов ели *Picea abies* (индекс II) и близких к ней переходных форм (индекс III) на территории Кировской области и Удмуртской АССР.

1 — границы переходных полос; *2* — переходные полосы.

Сопоставление данных по этим двум административным территориям показывает заметное усиление роли европейской ели в лесах Кировской области по сравнению с Удмуртией; оно проявляется как в большей встречаемости деревьев, относимых к собственно *Picea abies*, так в широком распространении елей переходных форм, близких к ней.

С целью дальнейшего анализа материала в географическом плане мы составили для Кировской области и Удмуртии 2 карты, на которых показано изменение главного признака, используемого для различения переходных форм елей, — угла заострения семенных чешуй (рис. 3 и 4).

Они дают наглядную картину ослабления к востоку и юго-востоку признаков европейской ели (рис. 3) и возрастания в этом направлении роли признаков сибирской ели (рис. 4).

На изученной территории можно выделить 3 полосы по этому признаку, с которым, как показывает вышеизложенное, в общих чертах координируются и все остальные признаки.

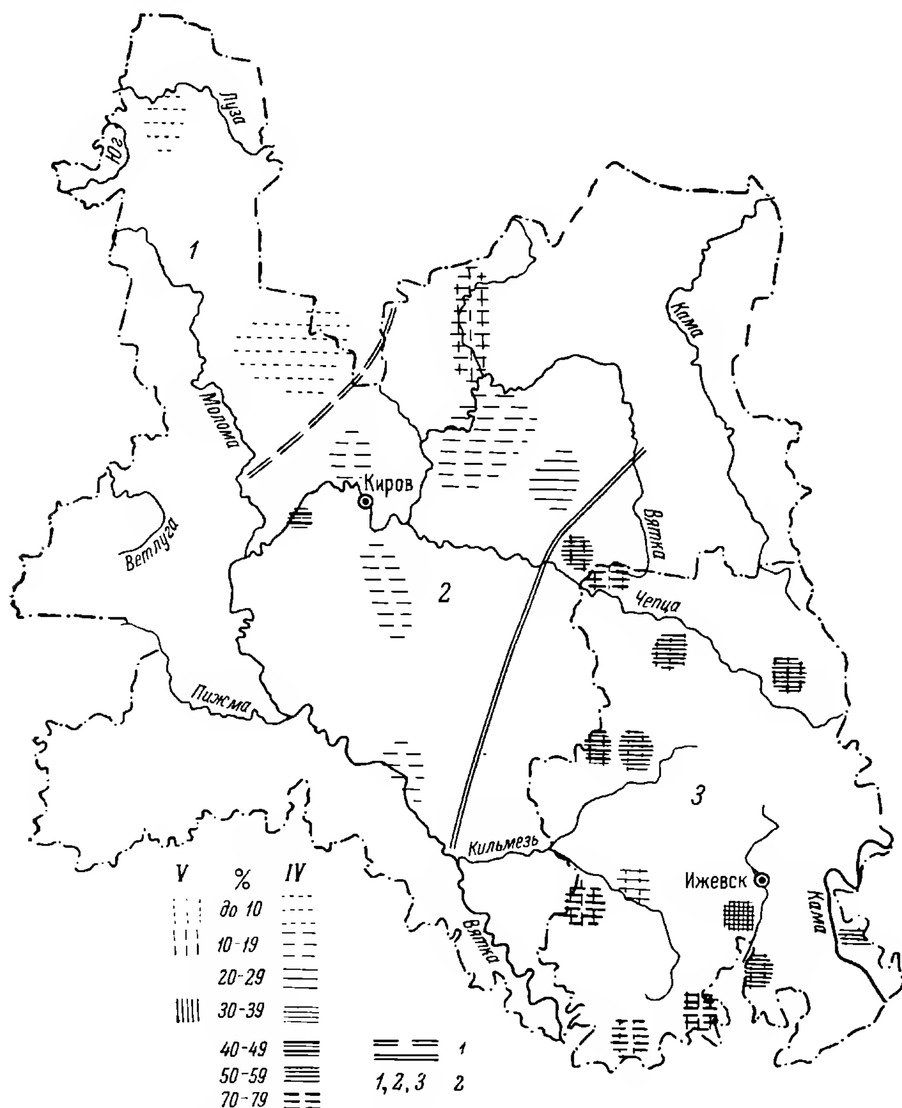


Рис. 4. Карта процентного участия в районах сборов ели *Picea obovata* (индекс V) и близких к ней переходных форм (индекс IV) на территории Кировской области и Удмуртской АССР.

Условные обозначения те же, что на рис. 3.

В первой полосе, куда входит весь северо-запад Кировской области, преобладают переходные формы, близкие к европейской ели (с индексом III), большую роль играет также типичная форма ели европейской. Редки формы с индексом IV и нет сибирской ели (с индексом V). Наиболее распространенные типы: III(т+з), II(т+з), III(ос+з) и III(о+з).

Вторая полоса, охватывающая основную часть Кировской области, отличается господством переходных форм, среди которых шире распространены более близкие к европейской ели. Еще в заметном коли-

ТАБЛИЦА 4

Схема предполагаемых переходов разных форм ели в области перекрытия ареалов европейской и сибирской елей

Ель европейская	Область гибридизации						Ель сибирская
	полосы с преобладанием форм, близких к европейской ели			полосы с преобладанием форм, близких к сибирской ели			
	Ель европейская + Переходные формы, близкие к ели европейской	Переходные формы, близкие к ели европейской + Ель европейская + Переходные формы, близкие к ели сибирской	Переходные формы, близкие к ели европейской + Переходные формы, близкие к ели сибирской + Ель европейская	Переходные формы, близкие к ели сибирской + Переходные формы, близкие к ели европейской + Ель сибирская	Переходные формы, близкие к ели сибирской + Ель сибирская + Переходные формы, близкие к ели европейской	Ель сибирская + Переходные формы, близкие к ели сибирской	

честве растет и сама ель европейская. Наиболее распространенные здесь типы III(т + з), III(ос + ц), III(о + з), II(т + з), III(ос + з) и IV(о + ц).

Третья полоса, охватывающая в основном Удмуртию и прилегающие части Кировской области, отличается господством переходных форм, среди которых преобладают более близкие к сибирской ели. Повсеместно распространена, хотя еще и в малом количестве, сибирская ель; европейская уже почти не встречается. Здесь наиболее часты типы IV(т+з), III(т+з) и IV(о+ц).

Эти полосы только намечены в силу недостаточности материала, особенно по северо-восточной и юго-западной частям Кировской области и сопредельным территориям. Конкретные их границы со временем должны быть уточнены.

Для всей территории перехода европейской ели в сибирскую можно предположительно выделить 6 переходных полос (см. табл. 4).

В этой таблице в каждой графе, соответствующей переходной полосе, виды елей и переходных форм перечислены в порядке убывания их доли. 3 из этих 6 полос (2-я, 3-я и 4-я) прослеживаются на территории Кировской обл. и Удмуртской АССР (см. рис. 3 и 4). В 4 табл. и на наших картах двойной линией показана условная граница, на запад от которой преобладает ель европейская и близкие к ней переходные формы, а к востоку — ель сибирская и близкие к ней переходные формы.

Очень постепенный переход европейской ели в сибирскую с массой промежуточных типов и образованием целого ряда переходных полос в географическом плане подтверждает мысль Е. Г. Боброва (1944, 1970) о гибридизации этих двух видов елей на огромных просторах Русской равнины. Он пишет об интрогрессивной гибридизации (см. также Anderson, 1949), связанной с интенсивным расселением европейской ели и поглощением ею гибридных форм сибирского и евро-

пейского видов, вступивших на освободившейся от ледников и ледниковых вод территории в гибридный контакт. На обследованной части этой области интрогрессивной гибридизации невольно обращает на себя внимание следующий факт: здесь ель по основным показателям относится нами и другими исследователями к европейской ели, обнаруживает, как правило, недостаточную выраженность свойственных этому виду признаков (малая вытянутость окончании чешуй, не такая глубокая зазубренность их кончиков, редко встречающийся отгиб края чешуй, малые размеры шишек и т. д.). Это особенно наглядно выступает при сравнении гербарных образцов из восточных, центральных и западных районов европейской части страны. Видимо, в процессе своего интенсивного наступания на сибирскую ель европейская еще не до конца успела поглотить гибриды, и отголоски сибирского прошлого сказываются на современных представителях *Picea abies* в бассейне Вятки и Камы.

Существенные коррективы в географические закономерности смены одной ели другой вносят история территории и современная природная обстановка. Не приходится ожидать наличия всех предположительно выделенных полос и их четкого меридионального простирания, так как помимо основной миграционной волны европейской ели с запада, по-видимому, существуют и менее мощные волны миграции, идущие с юга из убежищ, в которых европейская ель сохранялась во время Валдайского оледенения (Бобров, 1914, 1970; Н. Кац и С. Кац, 1953; Голубец, 1968). Некоторая аномалия такого рода отмечена нами ранее на юго-востоке Удмуртии (Карпенко, 1968).

Мало пока еще обсуждался вопрос относительно экологии гибридизирующих видов в области их контакта и гибридных форм. В литературе отмечалось, что по мере ухудшения условий произрастания, связанного с увеличением избыточного увлажнения, в ельниках увеличивается процентное участие ели сибирской и близких к ней переходных форм (Альбенский, 1930; Панин, 1960; Порфирьев, 1963). Вместе с тем В. И. Бакшаева (1962, 1966), изучая формы ели в Карелии, различий в их экологии не наблюдала. Анализ наших материалов показывает некоторые различия во встречаемости видов и гибридных форм елей в зависимости от местообитаний, но не столь определенные, как, например, различия, выявленные В. А. Паниным (1960) в Вологодской области. Это иллюстрирует табл. 5. Интересно, что наибольшее количество признаков сибирской ели прослеживается не только в повышенно увлажненных местообитаниях, но и на сухих песчаных и супесчаных.

ТАБЛИЦА 5

Распределение форм ели по условиям местообитания в одном из районов сбора материала (район первый восточный)

Местообитание	Число изученных фитоценозов	Процентное участие			Преобладающий тип		Общее число типов шишек
		ели европейской	переходных форм, близких к ели европейской	переходных форм, близких к ели сибирской	формула	участие (в %)	
Вершины и склоны суглинистых водоразделов	3	29	71	—	III (т+з)	71	3
Вершины и склоны песчаных и супесчаных бугров	8	7	68	25	III (т+з)	39	11
Плоские и вогнутые участки с повышенным застойным увлажнением	7	16	64	20	III (т+з)	48	8

Выводы

1. Кировская область лежит в полосе перекрытия ареалов елей *Picea abies* и *P. obovata*. 12% собранных шишек отнесены к ели европейской, менее 1% — к ели сибирской, остальная часть их приходится на переходные формы между этими двумя видами. Среди переходных форм более распространены те, которые имеют перевес признаков европейской ели.

2. Географический анализ табличным и картографическим способом материалов, собранных в Кировской области и отчасти — в Удмуртии, показывает постепенное ослабление к юго-востоку и востоку роли признаков европейской ели и возрастание значения признаков сибирской ели.

3. В области контакта двух видов елей можно наметить 6 переходных полос, 3 из них пересекают исследованную территорию.

4. Ель европейская в Кировской области обнаруживает, как правило, недостаточную выраженность основных признаков: малая вытянутость окончания семенных чешуй, не такая глубокая зазубренность их кончиков, редко встречающийся отгиб края чешуй, малые размеры шишек и т. д. Это лишний раз подтверждает правильность мысли Боброва (1944, 1970) об интрогрессивной гибридизации елей, связанной с интенсивным расселением ели европейской.

ЛИТЕРАТУРА

Альбенский А. В. (1930). Пермские ели (к вопросу о формах елей). Матер. по изуч. камского Приуралья, 2. — Бакшаева В. И. (1962). Изменчивость видов ели в Карелии. В кн.: Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. — Бакшаева В. И. (1966). Изменчивость и формовое разнообразие ели в Карелии. Автореф. канд. диссерт. — Бобров Е. Г. (1944). Об особенности флоры эрратической области. Сов. бот., 2. — Бобров Е. Г. (1970). История и систематика рода *Picea* A. Dietr. Новости системат. высш. раст., 7 (1971). — Воронов Н. М. (1957). К биологическим особенностям ели сибирской. Лесн. хоз., 10. — Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Голубец М. А. (1968). Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов. Бот. ж., 53, 8. — Данилов Д. Н. (1943). Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link. Бот. ж., 28, 5. — Карпенко А. С. (1968). Формы елей в Удмуртии. Бот. ж., 53, 2. — Кац Н. Я., С. В. Кац. (1953). Палеоэкология и хронология расселения ели в Европе в послевалдайское время. ДАН СССР, 90, 4. — Мамаев С. А. и М. С. Некрасов. (1968). Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала. Тр. Инст. экол. раст. и животн. УФАН СССР, 60. — Милюгин Л. И. (1963). Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. канд. диссерт. — Панин В. А. (1960). Биологические и лесоводственные особенности форм ели среднетаежной зоны европейской территории СССР. Автореф. канд. диссерт. — Полянская О. С. (1931). Южная граница естественного распространения *Picea excelsa* Link. в Нолесской низменности в связи с географическим распространением ее в западной и восточной Европе. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 2, 3. — Порфирьев В. С. (1963). К синэкологии ели в Татарии. В кн.: Научная конференция Казанск. пед. инст. 1962 г. — Правдин Л. Ф. и И. Ю. Короиачинский. (1969). Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst.) на территории Евразии. В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Юрневич И. Д., В. И. Парфенов. (1967). К вопросу о системе типа *Picea abies* Karst. Бюлл. Главн. бот. сада, 64. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridization.

Ботанический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IX 1971).

SUMMARY

The Kirov district is part of the territory where intensive replacement of *Picea obovata* Ledeb. by *Picea abies* (L.) Karst. is going on. For solving the question of the variety and the geography of forms of spruces on this territory the material collected has been analyzed using D. N. Danilov's method (1943) and by means of cartography. 12% of cones collected were attributed to european spruce, less than 1% — to siberian, the rest were considered transitional forms, among them prevailing forms more near to *P. abies*. Gradual decreese of the influence of *P. abies* and increase of influence of *P. obovata* is observed in South-East and East direction. 6 transitional stripes are marked for the region of contact of the two species of spruce 3 of them crossing the territory investigated.

УДК 581.14 : 582.842.2

О. В. Смирнова и Т. Н. Кагарлицкая

О ДВУХ ТИПАХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *VIOLA MIRABILIS* L.

С 4 рисунками

O. V. SMIRNOVA AND T. N. KAGARLITSKAYA. ON THE TWO TYPES OF LIFE CYCLES OF *VIOLA MIRABILIS* L.

Для *Viola mirabilis* L. дано сравнительное описание жизненных циклов корневищной и корневищно-корнеотпрысковой биоморф, в которых единицей онтогенетического развития соответственно являются особь семенного происхождения и корневой отпрыск, возникший из придаточной почки на корне.

Подробно исследованы системы корневых отпрысков — переходные образования между особью и клоном.

В настоящее время в фитоценологии все большее значение придается изучению онтогенетического развития и возрастного состава популяций цветковых растений (Работнов, 1950, 1954; Трулевич, 1960; Шорина, 1964; Снаговская, 1964, 1965).

При исследовании вегетативноподвижных растений применительно к каждому виду приходится решать вопрос об особи как единице онтогенетического развития, хотя в общем плане он разобран довольно детально (Левин, 1961, 1963; Сенянинова-Корчагина, 1967). Это связано с тем, что при значительном вегетативном разрастании и разной степени омоложения дочерних образований могут возникать структуры, по своему характеру занимающие переходное положение между особью и клоном (Левин, 1961).

При сборе материала по жизненному циклу *Viola mirabilis* L. мы обнаружили, что этот вид в дубравах Воронежского заповедника представлен двумя жизненными формами: эпигеогенно-короткокорневищной и корневищно-корнеотпрысковой.

Строение взрослого растения и начальные этапы жизненного цикла корневищной формы *V. mirabilis* подробно описаны (Серебряков, 1952; Серебряков и Серебрякова, 1965). Однако во всех известных нам работах отсутствуют указания на возможность образования корневых отпрысков фиалкой удивительной. Помимо дубрав Воронежского заповедника корнеотпрысковая жизненная форма фиалки удивительной была найдена нами в широколиственных лесах Московской, Тульской и Калужской областей и Татарской АССР.

Корневищные и корневищно-корнеотпрысковые формы этого вида обитают обычно в одних и тех же ценозах, но в некоторых случаях усиленное образование корневых отпрысков наблюдалось в сильно затененных местообитаниях со слабо развитым травяным покровом.

Полное господство в популяциях *V. mirabilis* корневищно-корнеотпрысковых растений было отмечено в снытево-осоковом дуболипняке в Воронежском госзаповеднике (Смирнова, 1968а) и в несколько необычном для данного вида местообитании — в посадках сосны на выщелоченном черноземе (Серебрянопрудское лесничество Московской области).

Корневые отпрыски фиалки удивительной развиваются на тонких, горизонтально расположенных на глубине 1—5 см придаточных и боко-

вых корнях, поодиночке или небольшими группами. Обычно из всей группы почек наибольшего развития достигает одна, которая и дает начало новому растению (рис. 1, *А*).

Придаточные почки закладываются в камбиальной зоне одно-малолетних корней (рис. 1, *Б* и *В*). Наиболее энергичное заложение почек наблюдается в апреле—мае и сентябре—октябре.

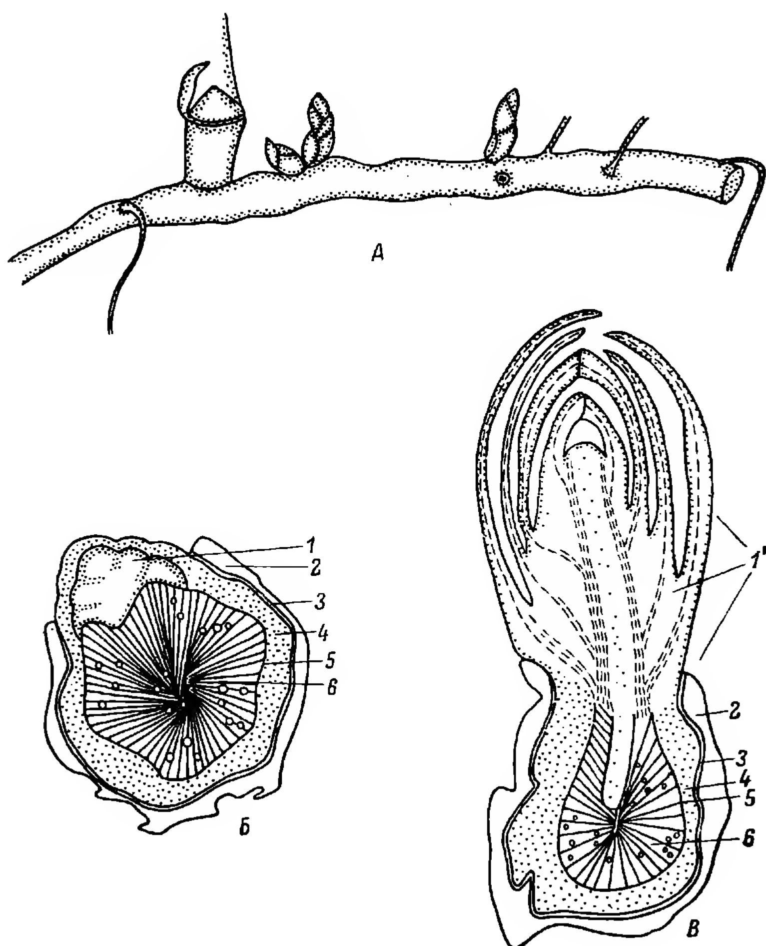


Рис. 1. Возникновение и развитие придаточных почек на корнях *Viola mirabilis* L.

А — участок корня с придаточными почками; *Б* — схема поперечного среза корня с зачатком придаточной почки; *В* — схема продольного среза сформированной придаточной почки. *1* — зачаток придаточной почки; *1'* — сформированная почка; *2* — перидерма; *3* — эндодерма; *4* — флоэма; *5* — камбий; *6* — ксилема. *Пунктиром* показан ход проводящих пучков в придаточной почке.

Протяженность одного горизонтально расположенного придаточного корня изменяется в очень больших пределах (10—100 см) и достигает максимума на легких, слабо задернованных почвах. Корни, на которых образуются придаточные почки, по морфологическому и анатомическому строению не отличаются от остальных придаточных и боковых корней, имеющих вертикальное или косо-горизонтальное направление.

Придаточные корни существуют, не разрушаясь, в течение нескольких лет; поэтому все корневые отпрыски, возникшие на одном корне или группе корней, оказываются связанными друг с другом и с материнским растением. Так формируются своеобразные системы корневых отпрысков (рис. 2).

Число отпрысков в этих системах колеблется от 3 до 30, также сильно варьирует и общая протяженность корней, на которых они развиваются (0.5—0.8 м).

Такие системы включают корневые отпрыски разных возрастов: от одно-, двулетних, только начавших развитие из придаточных почек, до десятилетних цветущих.

Изучение особенностей развития корневых отпрысков привело нас к заключению, что придаточные почки, которые дают им начало, представляют собой глубокоомоложенные зачатки.

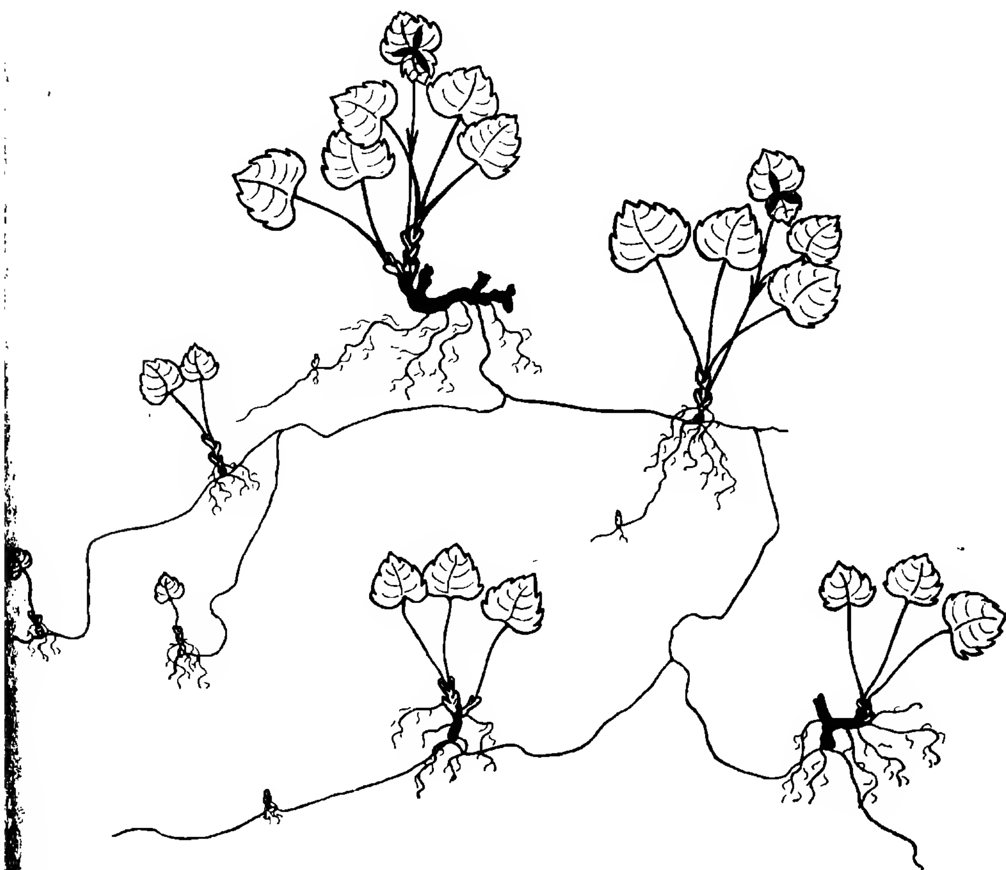


Рис. 2. Система корневых отпрысков *Viola mirabilis* L.

Факты глубокого омоложения вегетативного потомства описаны рядом авторов (Кренке, 1928; Chouard, 1934; Альферов, 1940; Пилипенко, 1946; Шитт, 1952; Юрцев, 1955; Дубровицкая, 1961; Голубев и Голубева, 1964, и др.).

Разбирая отдельные примеры естественного вегетативного размножения отводками, клубнями, луковицами, выводковыми почками и прочими специализированными органами, Н. П. Кренке (1950) указывает, что во всех таких случаях видовым (или родовым) признаком рассматриваемых растений является «исключительно сильное относительное омоложение, каковое в гораздо меньшей степени наблюдается у пазушных побегов».

Согласно Кренке (1950), специализированные органы вегетативного размножения могут быть биологически сближены с зародышами семян.

По глубине омоложения придаточные почки на корнях *Viola mirabilis* могут быть сопоставлены с пазушными почками *Dentaria bulbifera* L., *Ficaria verna* Huds., с луковичками в соцветиях вивипарных видов.

Глубокое омоложение придаточных почек проявляется и во внешней структуре формирующихся из них молодых растений и в особенностях их цикла развитип. Во-иервых, развивающиося из придаточных почек растения морфологически сходны с ювенильными особями семенного происхождения. Во-вторых, на протяжении жизненного цикла корнеотпрысковые растения последовательно проходят этапы развития, аналогичные тем, которые свойственны растениям семенного происхождения. В-третьих, не наблюдается заметного ускорения темпов развития в жизненном цикле корневых отпрысков по сравнению с жизненным циклом растений семенного происхождения.

Сказанное выше приводит нас к заключению, что каждый корневой отпрыск проходит определенный путь развития, который в значительной степени сопоставим с жизненным циклом растения, развивающегося из семени.

Для удобства изложения циклы развития корневищной и корневищно-корнеотпрысковой форм *Viola mirabilis*, которые начинаются в одном случае с прорастания семени, а в другом — с образования придаточной почки, будут рассмотрены отдельно.

При изучении жизненного цикла растений семенного происхождения основными признаками особи мы считаем морфологическую целостность и способность к самостоятельному существованию.

В жизненном цикле таких растений в соответствии с классификацией Т. А. Работнова (1950) был выделен ряд возрастных состояний (рис. 3).

I. **Проростки** фиалки удивительной появляются в конце мая—начале июня (Pertulla, 1941) обычно на осветленных местообитаниях: окна в лесу, вырубки, просеки.

Прорастание семяи надземное. Проросток имеет 2 семядоли с овально-ланцетными пластинками, резко суженными в черешки; гинокотиль длиной 1—2 см, главный корень со слабо развитыми боковыми корнями.

В течение первого вегетационного периода верхушечная почка проростка формирует розеточный иобег с 1—2 срединными листьями. Семядоли отмирают к концу вегетационного нериода. Этот момент условно считается границей между 2 состояниями: проростков и ювенильных растений.

II. **Ювенильные растения.** К этой группе мы относим одноосные экземпляры 2—3-летнего возраста. Розеточный побег у таких растений нарастает моноподиально и образует ежегодно 2—3 чешуевидных и 1—2 срединных листа, которые по размерам несколько превышают листья проростков (см. таблицу). У ювенильных растений наблюдается изгиб и полегание гипокотиля и нервых приростов эпигеогенного корневища. Придаточные корни, образующиеся на гипокотиле и корневище, несколько втягивают последнее под подстилку и в почву. Абсолютный возраст ювенильных особей можно определить, разделив общее число листовых рубцов у растения на среднее число листьев, возникающих ежегодно (Работнов, 1947, 1960).

III. **Имматурные растения** характеризуются заметным увеличением общих размеров (см. таблнцу) и усложнением структуры побегов.

Розеточный побег имматурных растений нарастает моноподиально. образуя ежегодно 3—4 чешуевидных и 3—4 срединных листа; последние по форме и размерам приближаются к листьям взрослых особей. В имматурном возрастном состоянии значительно увеличивается число придаточных корней, продолжается дальнейшее погруженне корневища в почву.

В этом возрастном состоянии у фиалки начинается ветвление: трогаются в рост почки в пазухах нижних чешуевидных листьев.

IV. **Молодые вегетативные растения.** К этой возрастной группе относятся почти полностью сформированные, но еще не перешедшие к цветению растения. В отличие от предыдущих возрастных групп молодые вегетативные растения представлнют собой многоосные образования: наряду с побегом I порядка возникают 1 или 2 побега II—

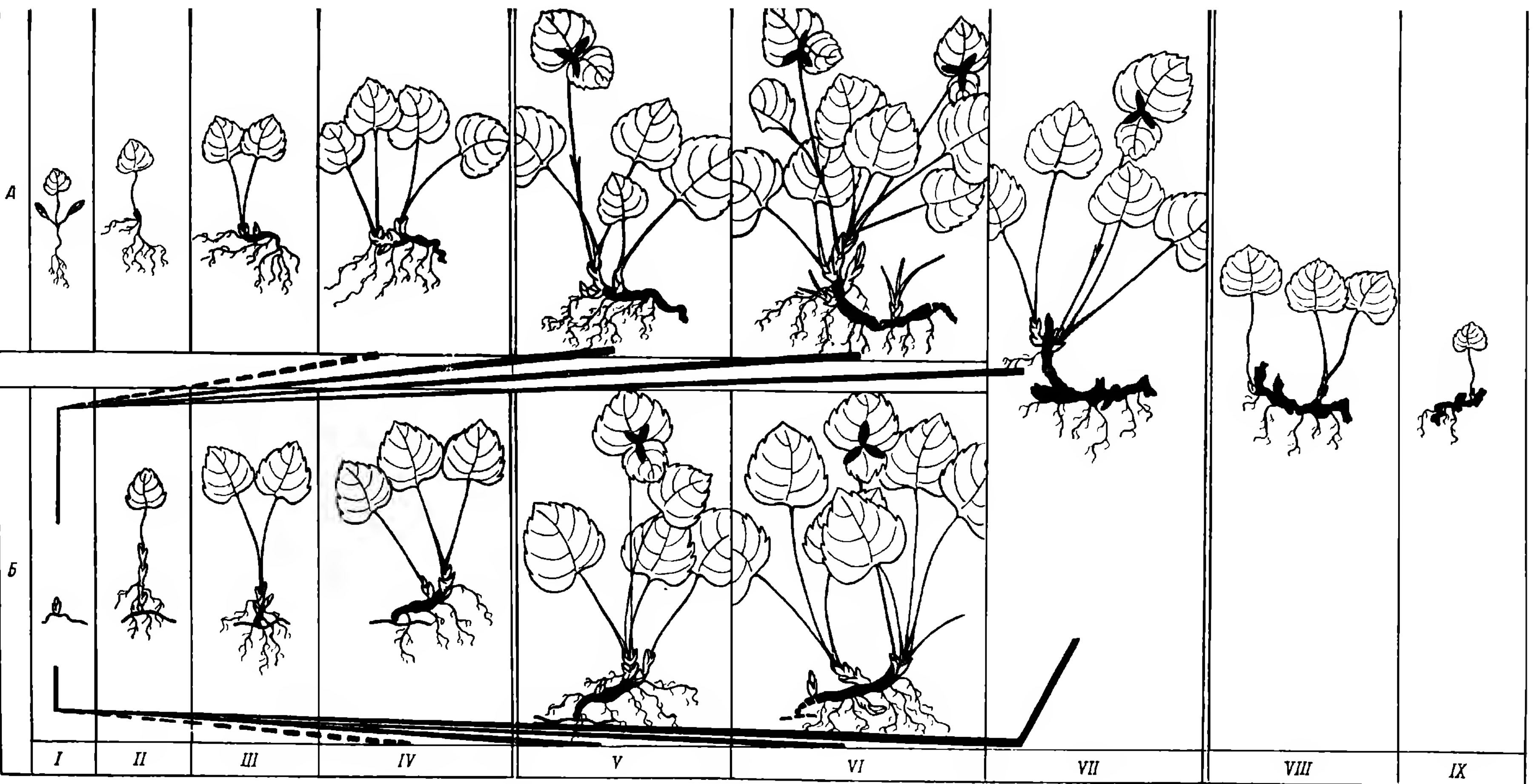


Рис. 3. Схема возрастных состояний *Viola mirabilis* L.

А — семенной ряд; Б — корнеотпрысковый ряд. Обозначения возрастных состояний (*I—IX*) даны в тексте. Хазмогамные цветки и придаточные почки на корнях не изображены. *Косыми сплошными* и *пунктирными линиями* показаны возрастные состояния, в которых образуются придаточные почки на корнях (подробнее в тексте).

III порядков. Приросты корневищ у таких растений с каждым годом все увеличиваются, одновременно возрастает число придаточных корней. Это явление, названное Троллем усилением (Troll, 1954, — цит. по: Серебряков и Серебрякова, 1965), приводит к интенсивному погружению корневища в почву. У молодых вегетативных растений наблюдается отмирание системы главного корня и частично гипокотиля, но его изогнутый участок обычно сохраняется довольно долго, что позволяет определять абсолютный возраст. Молодого вегетативного состояния фиалка удивительная достигает в исследованных местообитаниях к 5—7 годам.

V. Молодые генеративные растения. По нашим наблюдениям, фиалка удивительная переходит к цветению на 4—5-й год жизни, по данным И. Г. Серебрякова (1952), — на 5-й, по данным Пертулла (Pertulla, 1941), — на 8—9-й год жизни. У молодого генеративного растения формируется, как правило, 1 цветонос. Поскольку и единичные хазмогамные цветки и цветоносные побеги с клейстогамными цветками развиваются из пазушных почек, растение и после перехода к цветению продолжает нарастать моноподиально (Серебряков, 1952).

В этом возрастном состоянии продолжают расти побег I порядка и уже имеющиеся побеги II—III порядков, а также появляются побеги следующих порядков. Ветвление корневища усиливается. Однако *Viola mirabilis* не может быть отнесена к видам с сильно ветвящимся корневищем. Даже в период максимальной жизнедеятельности в средневозрастном генеративном состоянии количество боковых побегов в среднем составляет 3.

Начиная с молодого генеративного, а иногда и молодого вегетативного состояния, в течение всего генеративного периода на горизонтально расположенных придаточных корнях могут появляться почки, дающие начало корневым отпрыскам (рис. 3).

VI. Средневозрастные генеративные растения. У средневозрастных особей образуется 2 или более цветоносов и несколько боковых розеточных побегов. Довольно часто у таких особей верхушечная почка отмирает и рост продолжает один из побегов II порядка (Серебряков, 1952). После нескольких лет роста этот побег может смениться боковым побегом III порядка и т. д., т. е. происходит чередование симподиального и моноподиального возобновления. В средневозрастном генеративном состоянии у растения отмирает гипокотиль и первые приросты корневища, так что определение абсолютного возраста по листовым рубцам становится невозможным. С этого момента нами учитывался условный возраст особи (Смирнова, 1967а).

Помимо определения возраста по морфологическим признакам была сделана попытка установить возраст особей фиалки удивительной во всех возрастных состояниях по особенностям внутреннего строения подземных органов. Такие попытки были предприняты ранее рядом авторов при изучении стержнекорневых растений (Соловьева, 1960; Михайловская, 1961, 1967).

Положительные результаты в данном случае дало анатомическое исследование корневища (рис. 4).

При изучении анатомического строения корневища особое внимание обращалось на изменения, происходящие в участках ксилемы. Было замечено, что деятельность камбия изменяется по сезонам: весной в ксилеме образуются крупные сосуды с небольшим количеством механических волокон, а осенью — главным образом мелкие. Эти изменения позволили довольно четко отличать годичные слои в ксилемной части корневища и таким образом определять возраст — абсолютный, если сохранились первые приросты корневища, и условный, если они разрушились. В обоих случаях срезы для определения возраста растения необходимо производить в базальной части корневища.

Цифры, полученные при определении возраста по морфологическим и анатомическим признакам, оказались довольно близкими во всех

возрастных состояниях. Максимальный условный возраст средневозрастных генеративных растений, определенный с помощью обоих методов, оказался равным 10—12 годам (рис. 4, *В*). Сходные данные приводятся в работе И. Г. и Т. И. Серебряковых (1965).

В средневозрастном генеративном состоянии у фиалки удивительной начинается вегетативное размножение, которое происходит путем деления корневища материнского растения. Дочерние особи имеют, как правило, разветвленное корневище и хорошо развитую корневую систему. Каждая из них в свою очередь может дать начало новым особям.

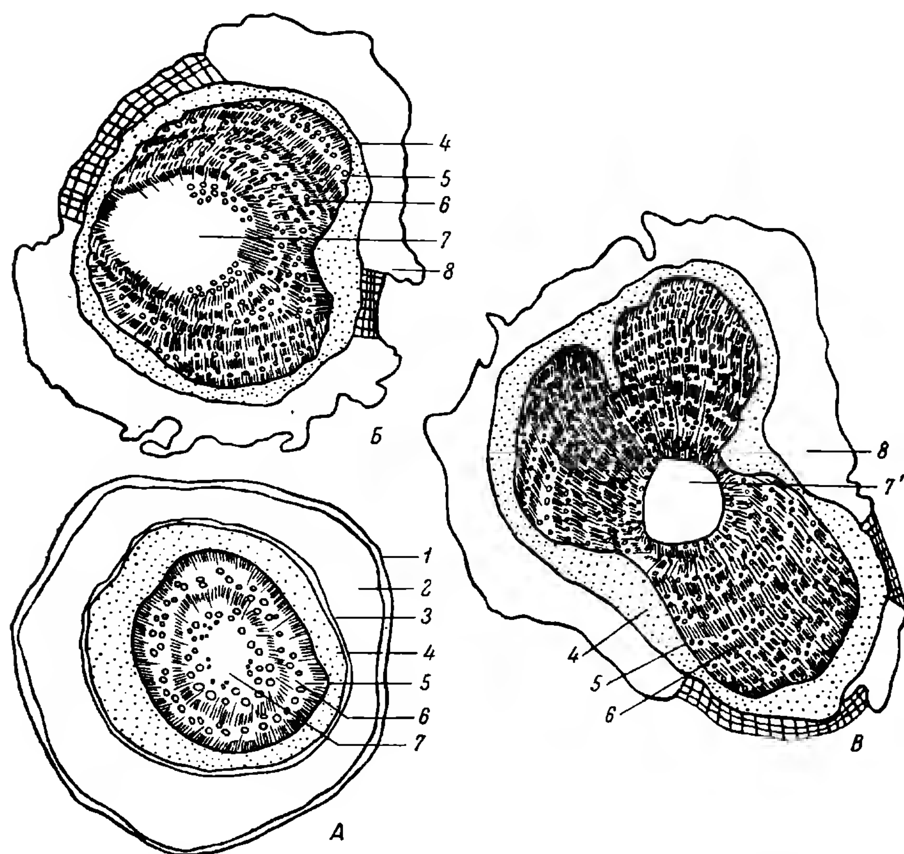


Рис. 4. Схема поперечных срезов корневищ *Viola mirabilis* L.

А — двулетнее корневище; *Б* — шестилетнее; *В* — одиннадцатилетнее. *1* — эпидермис; *2* — первичная кора; *3* — перицикл; *4* — флоэма; *5* — камбий; *6* — ксилема; *7* — сердцевинная паренхима; *7'* — сердцевинная полость; *8* — перидерма.

Как показали наблюдения, дочерние особи могут быть отнесены к тому же возрастному состоянию, что и материнская, или претерпевают частичное омоложение.

VII. **Старые генеративные растения** характеризуются заметным уменьшением числа розеточных побегов и цветоносов, сокращением числа и размеров листьев, корней, деятельных пазушных почек (см. таблицу). Уменьшение числа придаточных корней на приростах каждого года приводит к тому, что новые участки корневища не втягиваются в почву. Возвышающееся над подстилкой корневище подсыхает и отмирает часть пазушных почек. Это явление приводит к все усиливающемуся старению особей (Юрцев, 1951).

Следует отметить, что в течение генеративного периода можно наблюдать особи фиалки во временно не цветущем состоянии. Так как по признакам вегетативной сферы эти растения должны быть отнесены к одному

Показатели	Возраст				
	проростки	ювенильные		имматурные	
		А	Б	А	Б
Число листьев у растений	1.00	1.60±0.2	1.34±0.1	2.56±0.2	1.59±0.1
Длина листовой пластинки	1.02±0.02	1.41±0.1	2.49±0.2	2.92±0.1	3.73±0.2
Ширина листовой пластинки	1.31±0.03	2.02±0.2	3.19±0.2	4.09±0.1	5.05±0.1
Длина черешка	2.20±0.1	3.90±0.2	6.81±0.2	6.32±0.2	8.93±0.1
Число растущих побегов	—	1.00	1.00	1.01±0.1	1.00
Число цветков у растения	—	—	—	—	—
Число придаточных корней у растений	2.51±0.3	3.20±0.2	3.62±0.2	6.55±0.2	7.93±0.2
Абсолютный возраст, годы	1	2.01±0.1	1.84±0.2	3.00±0.1	3.02±0.03
Условный возраст, годы	—	—	—	—	—
Число почек на корневище	—	—	—	1.21±0.1	1.40±0.02

Примечание. А — особи семенного происхождения; Б — корневые отпрыски.

из возрастных состояний генеративного периода, отдельно они не рассматривались.

VIII. **Старые вегетативные растения** представлены небольшими участками корневищ с 1, реже 2 розеточными побегами. Возобновление неустойчиво-моноподиальное. У старых вегетативных растений число срединных листьев сокращается до 1—3, они значительно уменьшаются в размерах и напоминают листья имматурных особей. Резко сокращается в этом возрастном состоянии число придаточных корней и пазушных почек.

IX. **Сенильные растения.** Единственный розеточный побег у таких растений образует 1, реже 2 срединных листа ювенильного типа (рис. 3). Корневище небольшое, сморщенное, почти полностью лишено растущих корней и живых пазушных почек.

У старых вегетативных и сенильных растений корневые отпрыски не развиваются.

Вегетативное размножение фиалки удивительной посредством деления корневища изредка наблюдается и в старческом периоде, но при этом вновь возникающие дочерние особи проявляют признаки прогрессирующего старения: у них по сравнению с материнским растением уменьшается количество жизнедеятельных органов (растущих корней, живых почек и пр.). В некотором отношении такие особи можно сопоставить с сенильными партикулами ряда стержнекорневых и кистекорневых растений (Высоцкий, 1915; Гордеева, 1952; Стешенко, 1953, 1956; Голубев, 1962; Снаговская, 1964). Так же как и сенильные партикулы, дочерние особи фиалки в старческом периоде не претерпевают заметного омоложения, не являются центрами образования новых особей и не способствуют расселению вида.

Считая одним из существенных признаков вегетативного размножения омоложение дочерних особей, М. В. Сенянинова-Корчагина (1967) предлагает деление материнской особи в старческом периоде именовать сенильной партикуляцией, противопоставляя последней вегетативное размножение.

…остояний *Viola mirabilis* L.

…ые состояния							
молодые вегетативные		молодые генеративные		средневозрастные генеративные	старые генеративные	старые вегетативные	сенильные
А	Б	А	Б				
3.52±0.1	2.93±0.1	4.60±0.2	2.4±0.02	5.84±0.1	4.21±0.1	2.11±0.02	1.47±0.1
3.21±0.1	3.72±0.2	3.81±0.1	3.97±0.03	5.15±0.03	3.98±0.02	3.11±0.2	2.64±0.03
4.21±0.1	5.18±0.1	4.42±0.1	5.43±0.02	6.59±0.1	4.98±0.2	4.11±0.01	3.47±0.03
8.21±0.03	9.51±0.1	9.36±0.1	10.65±0.1	11.22±0.03	9.21±0.2	8.32±0.1	6.14±0.01
1.29±0.01	1.18±0.02	1.66±0.02	1.22±0.1	2.75±0.1	1.97±0.1	1.21±0.02	1.00
—	—	1.44±0.03	1.25±0.1	1.82±0.1	1.49±0.1	—	—
10.21±0.02	9.87±0.03	14.6±0.2	12.2±0.02	15.6±0.02	11.87±0.2	6.21±0.1	2.10±0.2
3.41±0.03	3.86±0.03	4.05±0.02	4.77±0.1				
—	—	—	—	6.21	5.15	4.10	3.21
1.30±0.02	1.43±0.02	2.68±0.02	2.31±0.1	3.82±0.02	2.11±0.1	1.46±0.1	—

Следует заметить, что старческие особи фиалки удивительной обладают живыми корнями и почками возобновления; этим они существенно отличаются от нежизнедеятельного опада (Снаговская, 1964).

Омоложение не может быть единственным критерием при решении вопроса: имеет ли место вегетативное размножение при обособлении частей материнского растения или нет? Как показали наблюдения, образование дочерних особей в генеративном и виргинильном периодах далеко не всегда сопровождается омоложением: дочерние особи могут находиться в том же возрастном состоянии, что и материнская (Снаговская, 1964; Смирнова, 1967б; Бородина, 1968; Донскова, 1968).

Принимая, согласно ряду авторов (Мейер, 1937; Правдин 1938; Шалыт, 1960, 1965), что вегетативное размножение есть естественное или искусственное отделение от материнского растения специализированных (или неспециализированных) частей, способных к самостоятельному существованию и развитию, мы считаем возможным образование дочерних особей в старческом периоде квалифицировать как вегетативное размножение наиболее примитивного типа (Смирнова, 1968б).

В корневищно-корнеотпрысковом ряду, как указывалось выше, развитие начинается с образования придаточных почек.

Первое возрастное состояние в корнеотпрысковом ряду представлено развивающимся из почки подземным побегом (рис. 3, *I*, *Б*). Первые листья такого побега — чешуевидные. Число чешуевидных листьев, возникающих на побеге, и его длина зависят от глубины залегания материнского придаточного корня.

По выходе побега на поверхность почвы из терминальной почки образуется розетка листьев ювенильного типа. Обычно рост подземного побега продолжается около месяца.

Учитывая большое сходство в строении и особенностях развития растений *Viola mirabilis*, возникающих из семян и из придаточных почек на корнях, мы сочли возможным при описании цикла развития корневых отпрысков использовать уже разработанную терминологию возрастных состояний (Работнов, 1950, и др.), каждый раз отмечая происхождение рассматриваемых растений.

Ювенильные корнеотпрысковые растения имеют тонкое вертикальное корневище, на котором развиваются придаточные корни, 2—3 чешуевидных и 1 срединный лист; последний по размерам несколько превышает срединные листья ювенильных растений семенного происхождения (см. таблицу).

У имматурных корнеотпрысковых растений (рис. 3, *III, Б*) фиалки удивительной образуется 1—2 срединных листа. Корневище полегает, принимая косо-горизонтальное положение. На нем появляются пазушные почки и новые придаточные корни.

В молодом вегетативном состоянии корнеотпрысковые растения так же, как и растения семенного происхождения, начинают ветвиться. Их отличительной особенностью является меньшая интенсивность ветвления, меньшее количество срединных листьев и бо́льшие размеры последних.

Во всех вышеперечисленных возрастных состояниях корнеотпрысковых растений было проведено определение абсолютного возраста по морфологическим и анатомическим признакам. Эти данные позволили сделать вывод, что заметного ускорения развития растений в корнеотпрысковом ряду не наблюдается. Так, молодого генеративного состояния корневые отпрыски, как и растения семенного происхождения, достигают на 5—7-й год жизни.

В средневозрастном генеративном состоянии (рис. 3, *VI, Б*) разрушается придаточный корень, давший начало корневому отпрыску, и первые приросты корневища. У особей семенного происхождения в этот период отмирает гипокотиль и также первые приросты корневища. Таким образом, начиная со средневозрастного и старого генеративного состояния, нельзя установить происхождение отдельно взятого растения. Однако находки не вполне обособившихся экземпляров, взаимное расположение отдельных растений в делящихся системах корневых отпрысков, наблюдения, проведенные на участках дубрав, где полностью отсутствовали особи семенного происхождения, дали возможность предположить, что дальнейшее развитие средневозрастных корнеотпрысковых растений совершается таким же образом, как и в жизненном цикле растений семенного происхождения.

В средневозрастном генеративном состоянии растения корнеотпрыскового происхождения приступают к вегетативному размножению посредством деления корневища.

Отличительными особенностями растений корнеотпрыскового ряда являются несколько большие размеры листьев и стеблей (см. таблицу). Кроме того, у корнеотпрысковых растений сильно подавлена функция семенного размножения. Так, в популяции *Viola mirabilis,* представленной исключительно корневыми отпрысками, почти не встречалось плодоносящих экземпляров (Смирнова, 1968а).

Образование придаточных почек на корнях у растений корнеотпрыскового ряда начинается в молодом вегетативном состоянии и длится весь генеративный период. Растение, которое появляется из придаточных почек, вновь совершает уже описанный путь развития.

Сравнивая отдельные системы корневых отпрысков, мы не обнаружили отличий в особенностях строения и темпах развития отпрысков, отнесенных к одному и тому же возрастному состоянию, в том случае, если они развивались на корнях растений разного возраста (более молодых или более старых). Не отрицая в конечном итоге неизбежность старения при вегетативном размножении, мы считаем необходимым подчеркнуть возможность неопределенно долгого самоподдержания популяций *Viola mirabilis* при таком способе образования вегетативного потомства.

Отмечая основные особенности цикла развития корневых отпрысков, мы избегали употребления термина «особь».

Большинство исследователей (Работнов, 1950; Снаговская, 1964; Смирнова, 1967а; Бородина, 1968, и др.) при изучении конкретных видов в качестве основных признаков особи выдвигали физическую целостность и непрерывность.

Физически целостная система корневых отпрысков *Viola mirabilis*, обособленная от других систем, является специфическим образованием, в котором глубокое омоложение каждого вновь появляющегося отпрыска сочетается с известной самостоятельностью в отношении питания. Самостоятельность эта возрастает по мере развития корневой системы.

В отношении глубины омоложения и продолжительности цикла развития придаточные почки на корнях *Viola mirabilis* так же, как и пазушные почки *Dentaria bulbifera* и *Ficaria verna*, могут быть сопоставлены с семенами. Каждое из этих образований представляет единицу онтогенетического развития.

Учитывая все сказанное, мы сочли возможным при определении возрастного состава популяций фиалки удивительной условно приравнять отдельные корневые отпрыски как счетные единицы к особям семенного происхождения.

Фиалка удивительная не является единственным видом, формирующим столь своеобразные системы корневых отпрысков. По предварительным данным, подобные системы возникают у *Ajuga genevensis* L., *Achillea leptophylla* M. B., *Artemisia austriaca* Jacq. и др.

Проведенное исследование приводит нас к заключению, что система корневых отпрысков фиалки удивительной не может быть сопоставлена с целостной особью. Это образование занимает промежуточное положение между особью и клоном, максимально приближаясь к клону. Терминология переходных образований такого рода не разработана. Наиболее близким по содержанию является понятие сложного индивида, предложенное Г. Г. Левиным (1961). Дальнейшее накопление фактического материала позволит более четко определить место подобных образований в системе единиц онтогенеза. Особенно большое внимание необходимо обратить на выявление физиологической самостоятельности отдельных компонентов в системах корневых отпрысков.

ЛИТЕРАТУРА

Альферов В. А. (1940). Размножение цветочно-луковичных растений. Бюлл. по культ. влажн. субтроп., 8. — Бородина А. П. (1968). Большой жизненный цикл плосколистного крестовника (*Senecio platyphylloides* Somm. et Lev.) в субальпийском поясе Западного Закавказья. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 3. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 3, 10—11. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи, ч. 1. Биоморфология подземных органов. Тр. центр.-черноземн. гос. заповедн., 7. — Голубев В. Н. и И. В. Голубева. (1964). О факультативной корнеотпрысковости клевера горного в условиях степи. Бот. ж., 49, 11. — Гордеева Т. К. (1952). Биология и экология черной полыни, люцерны степной и житняка гребневидного в полупустынном комплексе прикаспийской низменности. Канд. диссерт. БИН, Л. — Донскова А. А. (1968). Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M. B.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73/4. — Дубровицкая Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость у растений. — Кренке Н. П. (1928). Хирургия растений. — Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Левин Г. Г. (1961). Проблема индивидуальности у растений. Бот. ж., 46, 3. — Левин Г. Г. (1963). Жизненные циклы растений, их связи и эволюция. Бот. ж., 48, 7. — Мейер К. И. (1937). Размножение растений. — Михайловская И. С. (1961). Формирование внутренних структур корней у травянистых бобовых растений. Сб.: Морфогенез растений, 1. — Михайловская И. С. (1967). О возрасте особей популяции *Lotus corniculatus* L. Бот. ж., 62, 3. — Пилипенко Ф. С. (1946). Особенности биологического обновления растений и применение их в практике разведения бамбуков. Бюлл. по культ. влажн. субтроп., 14—15. — Правдин Л. Ф. (1938). Вегетативное размножение. — Работнов Т. А. (1947). Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. Усп. совр. биол., 24, 1/4. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 6. — Работнов Т. А. (1954). Работы в области изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений в естественных ценозах. Вопросы ботаники, 2. — Работнов Т. А. (1960). Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых многолетних растений. Полев. геобот., 2. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1967). Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества. (О целостности организма высшего растения). Уч. зап. ЛГУ, 327, сер. географ. наук, 19. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов. — Серебряков И. Г. и Т. И. Сере-

брякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1. — Смирнова О. В. (1967а). Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 9. — Смирнова О. В. (1967б). Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). Сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Смирнова О. В. (1968а). Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Смирнова О. В. (1968б). Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с их возрастными изменениями. В сб.: Рефераты докладов Всесоюзн. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд. МГУ, М. — Снаговская М. С. (1964). Вегетативное размножение желтой люцерны. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 4. — Снаговская М. С. (1965). Возрастные состояния желтой люцерны. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст. им. Ленина, 252. Химия, ботаника, зоология и гистология. — Соловьева М. П. (1960). Возрастные анатомические особенности корневой системы прутьевидного молочая — *Euphorbia virgata* W. K. Уч. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. инст. им. Ленина, 142, 4. — Степенко А. П. (1953). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Канд. диссерт. Л. — Степенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 12. — Трулевич Н. В. (1960). Строение куста и состав популяций полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. инст. им. Ленина, 4. — Шалыт М. С. (1960). Изучение вегетативного размножения и возобновления компонентов растительных сообществ. Полев. геоботаника, 2. — Шалыт М. С. (1965). Партикуляция у высших растений. В сб.: Проблемы современной ботаники, 2. — Шитт П. Г. (1952). Биологические основы агротехники плодоводства. — Шорина Н. И. (1964). Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в условиях субальпийских лугов Западного Закавказья. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1. — Юрцев Б. А. (1951). Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетников в подмосковных широколиственных лесах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, 4. — Юрцев В. Н. (1955). Особенности побегообразования и стадийного развития придаточных почек и побегов у многолетних травянистых и древесных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 32, 1. — Chouard P. (1934). La multiplication végétative et le bourgeonnement ches les plantes vasculaires. — Pertulla U. (1941). Untersuchungen über die generative and vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in Wald-Hainwiesen- und Hainfelsewegetation. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, LVIII.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

(Получено 22 III 1971).

SUMMARY

In *Viola mirabilis* two types of life cycle are described which correspond to plants of rhyzome and root sucker life forms.

The unit of ontogenetic development in the first type is an individual of seed origin, in the second — root sucker developing from adventitious bud.

The system of root sucker presents a peculiar formation of transitional character between individual and clone.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.5/9 : 581.8 (47+57)

А. К. Скворцов

ТРИ НОВЫХ ВИДА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ СССР И НОВЫЕ ВИДОВЫЕ НАЗВАНИЯ

A. K. SKVORTSOV. THREE NEW SPECIES OF FLOWERING PLANTS IN THE FLORA OF THE U. S. S. R. AND NEW SPECIFIC NAMES

Среди сборов ив из Магаданской области, переданных мне для определения Б. А. Юрцевым и А. П. Хохряковым, оказалось два новых для науки вида. Новый вид рода *Polygonum* был обнаружен при обработке материалов для издания «Растения Центральной Азии». Оказалось также, что еще один ранее низведенный в синонимы вид рода *Polygonum* должен быть восстановлен и получить новое название. Ниже следуют краткие диагнозы. Более подробные комментарии относительно ив будут даны позднее в отдельной статье, а относительно видов *Polygonum* — в выпуске «Растений Центральной Азии».

Salix jurztevii A. Skvortsov sp. nova. Fruticulus minimus, stolones subterraneos emittens, supra solum ramuli vix 10—20 mm longi producens. Gemmae superiores 1.5—3 mm longae ovatae acutae glabrae rubiginosae. Folia petiolis 1—3 mm longis, lamina obovata, late ovalata vel orbiculata, apice acuta vel rotundata vel retusa, 3—10×3—6 mm magna, margine denticulata, utrinque viridi lucida. Folia emarcida perenne persistentia. Amenta (solum feminea adhuc nota) parvula, florendi tempore in fronde latentia, matura ca 10 mm longa. Bracteae fuscae ca 1.0—1.2 mm longae, apice rotundato ± crispato-lanatae. Pedicellum ca 0.6 mm longum, capsula glabra 3.5—4 mm, stylus ca 0.6 mm, stigmata bifida ca 0.4 mm longa.

Habitat in tundris lapidosis montanis Kolymensibus.

Typus: Provincia Magadan, jugum Kolymense inter fontesbus fluviorum Ola et Maltan, 5 IX 1970. B. Jurtzev et A. Galanin. LE; isotypus MHA.

Affinitas. *S. rotundifoliae* Trautv. affinis, a que praecipue gemmis acutis necnon foliis serrulatis differt.

Salix khokhriakovii A. Skvortsov sp. nova. Frutex parvus prostratus compactus, ramis rubro-brunneis glabris foliis emarcidis annorum anteriorum dense vestitis. Folia stipulis lanceolatis 1—3 mm longis, petiolis 2—8 mm longis, lamina 15—30×5—15 mm magna, elliptico-rhomboidea vel obovata, coriacea, glaberrima, supra viridi lucida, subtus caesio-albida opaca, margine vulgo dentulis minutis acutis. Amenta pedunculis 3—10 mm longis sub-efoliatis, cylindrica, 20—30 mm longa. Bracteae ovatae fuscae 1.2—1.7 mm longae dense sericeo-villosae. Nectarium 1, stamina 2 filamentis liberis glabris. Capsula subsessilis, brevissime sericeo pilosa, matura 4—5 mm longa. Stylus ca 0.6, stigmata ca 0.4 mm longa.

Habitat in tundris lapidosis montanis Kolymensi-magadanensibus.

T y p u s: Provincia Magadan, jugum Kolymense inter fontes fluviorum Ola et Maltan, 5 IX 1970. A. Khokhriakov, A. Galanin, G. Snytkin, B. Jurtzev. LE; isotypus MHA.

A f f i n i t a s. *S. saxatili* Turcz. necnon *S. tschuktschorum* A. Skv. affinis, sed habitu pulviniformi, amentis parvulis, capsulis sericeis ab ambas sat differt.

Polygonum jurii A. Skvortsov nom. nov. — *P. laxurians* Grigoriev, 1936, Fl. URSS, 5 : 723, 664, non *P. luxurians* Danser 1927, Bull. Jard. bot. Buitenzorg, 8 : 198. *P. platyphyllum* auctt. (non Li et Chang, 1959 in Liou, Fl. plant. herb. Chinae bor.-or. 2 : 108): Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 164, 170.

Polygonum platyphyllum Li et Chang a *P. jurii* ramificatione diffusa necnon foliis superioribus angustis eximie differt et *P. divaricati* Pall. propior videtur. Nomen novum in honorem generis *Polygoni indagatoris*, cl. Jurii Grigorievii propositum.

Polygonum valerii A. Skvortsov sp. nova (sect. *Aconogonon* Meisn.). Planta perennis, ad 1—1.5 m alta, caule parte inferiore hispide setoso, ramis numerosis; inferioribus foliiferis 10—25 cm longis, superioribus floriferis. Folia caulis principalis lanceolata 40—100×10—25 mm magna, latitudine maxima ad medium vel infra, plana, subtus saepissime breviter pilosa. Inflorescentia magna, late laxeque ramosa. Perianthium campanulato-infundibuliforme, 2.5—3.5 mm longum Nuculus maturus perianthio longior, 3.5—4.5 mm longus.

Habitat in pratis montanis a Mongolia centrali usque ad Ordos, montes Hingan et ad fluv. Zeja.

T y p u s: Mongolia orientalis, montes Hingan, ad fluv. Nomurgiim-gol, alt. 980 m, 17 VIII 1970 leg. Valerius Grubov № 784. LE; isotypus MHA.

A f f i n i t a s: *Polygoni undulati* Murr. (*P. alpini* All.) proximum, sed caule hispido ramosissimo et foliis planis (nec undulatis) bene distinguitur. *P. jurii* A. Skv., *P. platyphyllum* Li et Chang necnon *P. ajanense* (Nakai) Grig. longius distant.

Московский государственный университет.

(Поступило 1 III 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 631.523 : 582.542

Ю. Н. Прокудин и И. В. Друлева

О ГИБРИДНОЙ ПРИРОДЕ ПЫРЕЯ СТЕПНОГО (*ELYTRIGIA TESQUICOLA* PROKUDIN)

С 2 рисунками

YU. N. PROKUDIN AND I. V. DRULEVA. ON THE HYBRID NATURE OF *ELYTRIGIA TESQUICOLA* PROKUDIN

На основании сравнительного анатомо-морфологического изучения трех видов пырея украинской флоры — *Elytrigia tesquicola* Prokudin, *E. trichophora* (Link) Nevski и *E. repens* (L.) Desv. — было установлено, что пырей степной занимает по целому ряду признаков промежуточное положение между двумя другими видами.

Изучение сроков и суточных ритмов цветения показало, что между пыреем волосистым и пыреем ползучим, часто произрастающими совместно, возможно переопыление. Делается вывод о гибридной природе пырея степного. Он является устойчивым естественным гибридом пырея волосистого и пырея ползучего и должен в дальнейшем обозначаться как *Elytrigia*×*tesquicola* Prokudin (pro sp.) или как *E. repens*×*E. trichophora*. Этот вывод подкрепляется и кариологическими данными — нарушениями в ходе редукционного деления.

Пырей степной *Elytrigia tesquicola* Prokudin был выделен в качестве самостоятельного вида в 1938 г. В работе, посвященной пыреям Украины (Прокудiн, 1938), указан тип этого вида, дана синонимика и процитирован по гербарным материалам ряд его местонахождений в пределах юго-восточной части Левобережной Украины. Полное морфологическое описание этого вида на украинском и латинском языках было дано во «Флоре УССР» (том II, 1940 г.). Позже этот вид был включен в «Определитель растений Украины» (Клоков, 1950; Прокудiн, 1965) и как «мелкий» вид в «Определитель высших растений европейской части СССР» (Станков-Талиев, 1957). Вскоре пырей степной был включен также в состав Флоры Крыма (Привалова и Прокудин, 1959).

По своим морфологическим признакам пырей степной близок к пырею волосистому *E. trichophora* (Link) Nevski, от которого отличается главным образом наличием остевидного заострения нижней цветковой чешуи или ости на ней до 3 мм длины, а также несколько иной формой колосковых чешуй. Соотношение между этими двумя видами по указанным признакам различия носит такой же характер, как и между двумя другими видами из того же ряда *Trichophorae* Nevski — пыреем заостренным *E. mucronata* (Opiz) Prokudin и пыреем средним *E. intermedia* (Host) Nevski. Имея значительное сходство с пыреем средним, пырей заостренный отличается от него остевидно заостренной или короткоостистой нижней цветковой чешуей и несколько иной формой верхушек колосковых чешуй. Это в свое время дало основание высказать предположение о том, что пырей заостренный является гибридом между пыреем

средним и остистыми формами пырея ползучего (Прокудін, 1965). Дальнейшее сравнительное изучение этих трех видов полностью подтвердило это предположение.[1]

Различия между пыреями степным и заостренным такого же характера, как и между пыреем волосистым и пыреем средним — видами, весьма близкими в генетическом отношении, и сводятся главным образом к наличию или отсутствию опушения на колосковых и цветковых чешуях. В связи с этим и возник вопрос, не является ли и пырей степной гибридным видом. Именно это обстоятельство и заставило нас заняться разносторонним сравнительным изучением этого вида и предполагаемых его родительских форм — пырея волосистого и остистых форм пырея ползучего. При этом было очень важно проанализировать материал по этим трем видам из пунктов совместного их произрастания в природе, где могли быть контакты между предполагаемыми родительскими формами. Такой материал нам удалось получить в свое распоряжение в 1963 г. в результате полевых экспедиционных исследований в юго-восточных районах Украины. На территории заповедника «Каменные Могилы» в Володарском районе Донецкой области нами был найден в большом количестве пырей степной. Он был обнаружен на пологом травянистом склоне западной экспозиции у подножия Восточной гряды гранитных скал. Заросль пырея степного занимала здесь площадь около 300 м². Непосредственно к этой заросли примыкали значительные по размерам участки, занятые пыреем ползучим и пыреем волосистым. Последний вид оказался широко распространенным на всей территории «Каменных Могил».

Образцы пырея степного (№ 338) и пырея ползучего (№ 339) из данного местообитания были в живом состоянии перевезены в Харьков и высажены на опытном участке кафедры высших растений Харьковского университета в Змиевском районе Харьковской области. В местах взятия образцов живых растений был собран достаточный гербарный, а позже и семенной материал по этим двум видам. При повторном посещении «Каменных Могил» в 1969 г. в указанном месте был собран гербарный материал по пырею волосистому.

Живые растения на опытном участке и большой гербарный материал дали возможность провести сравнительное анатомо-морфологическое и кариологическое изучение пырея волосистого, пырея степного и остистых форм пырея ползучего из «Каменных Могил». На участке проводилось также сравнительное изучение сроков и суточных ритмов цветения всех трех видов. Цветение пырея волосистого на участке изучалось на образцах, привезенных также в 1963 г. из Провальской степи в Донецкой области.

Результатам этих исследований и посвящена наша статья.

Сравнительно-морфологические данные. У трех исследованных видов на гербарном материале было проведено сравнительное изучение некоторых количественных признаков репродуктивных органов (длина соцветия, колоска, колосковых и нижней цветковой чешуй, ости). Статистическая обработка полученных данных не дала основания сделать вывод, что по количественным признакам пырей степной занимает промежуточное положение между двумя другими видами.

Таким образом, анализ количественных признаков не дал достаточного подтверждения предположения о гибридной природе *Elytrigia tesquicola*.

Более определенные результаты дал сравнительный морфологический анализ колосковых и нижних цветковых чешуй указанных трех видов, проведенный на материале из «Каменных Могил» (рис. 1).

Для анализа использовались колоски из средней части колоса, а нижняя цветковая чешуя бралась от нижнего (первого) цветка в колоске.

Как видно на рисунке, по форме и некоторым другим особенностям

---

[1] Этим исследованиям посвящается отдельная статья.

колосковых и нижних цветковых чешуй пырей степной занимает промежуточное положение между пыреями волосистым и ползучим.

Нижняя и верхняя колосковые чешуи пырея волосистого заметно различаются по длине; они сравнительно широкие, продолговатые, тупые или тупо заостренные, косо срезанные, всегда более или менее волосистые, без выраженного киля. У пырея степного колосковые чешуи меньше различаются по длине; они относительно более узкие, продолговатоланцетные, суженные к верхушке, заостренные, с выступающей в виде киля средней жилкой, более или менее опушенные. Нижние и верхние колосковые чешуи пырея ползучего одинаковые или немного

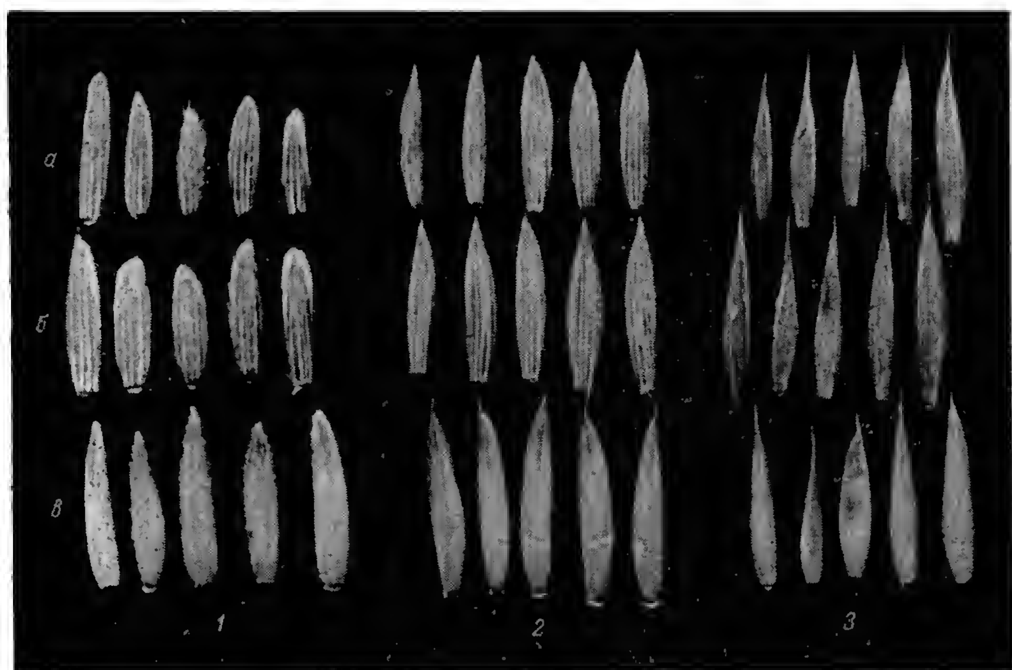


Рис. 1. Колосковые и нижние цветковые чешуи трех видов пырея из заповедника «Каменные Могилы».

1 — *Elytrigia trichophora*; 2 — *E. tesquicola*; 3 — *E. repens*. а — нижние колосковые чешуи; б — верхние колосковые чешуи; в — нижние цветковые чешуи. Каждый вертикальный ряд чешуй соответствует отдельному гербарному образцу.

различаются по длине; узкие, ланцетные, постепенно суженные к верхушке, заостренные или оттянуты в короткую ость, килеватые (сжатые с боков), голые, иногда по жилкам шероховатые.

Нижняя цветковая чешуя пырея волосистого продолговатоланцетная, туповатая, с утолщенной в верхней части средней жилкой, в нижней части голая и гладкая, в верхней — волосистая. У пырея степного эта чешуя почти ланцетная, более суженная к верхушке, со средней жилкой, переходящей в остевидное заострение или в ость до 2 мм дл., в верхней части волосистая. Нижняя цветковая чешуя пырея ползучего узколанцетная, к верхушке постепенно суженная и незаметно переходит в ость до 3 мм дл., голая и гладкая.

Сравнительный морфологический анализ колосковых и нижних цветковых чешуй указанных трех видов в известной степени подтверждают гибридную природу пырея степного.

Сравнительно-анатомические данные. Было проведено анатомическое изучение пластинки листа репродуктивных побегов трех исследованных видов из «Каменных Могил». Анатомическое строение пластинки листа исследовалось на 10—15 образцах каждого вида. Для исследования

брался второй сверху лист репродуктивного побега. Срезы изготовлялись из средней части пластинки листа от руки при помощи безопасной бритвы, окрашивались сафранином и помещались в глицерин. Материал предварительно размачивался в воде в течение суток. При микрофотографировании изготовленных препаратов общий вид срезов увеличивался в 56 раз, а группы моторных клеток — в 120 раз. Рисунки делались с негативов при помощи фотоувеличителя в одном масштабе увеличения.

Как видно на рис. 2, между тремя изученными видами имеются некоторые различия в анатомическом строении пластинки листа. Эти различия проявляются в таких признаках, как степень выраженности ребер на нижней стороне листа, форма края листовой пластинки на попе-

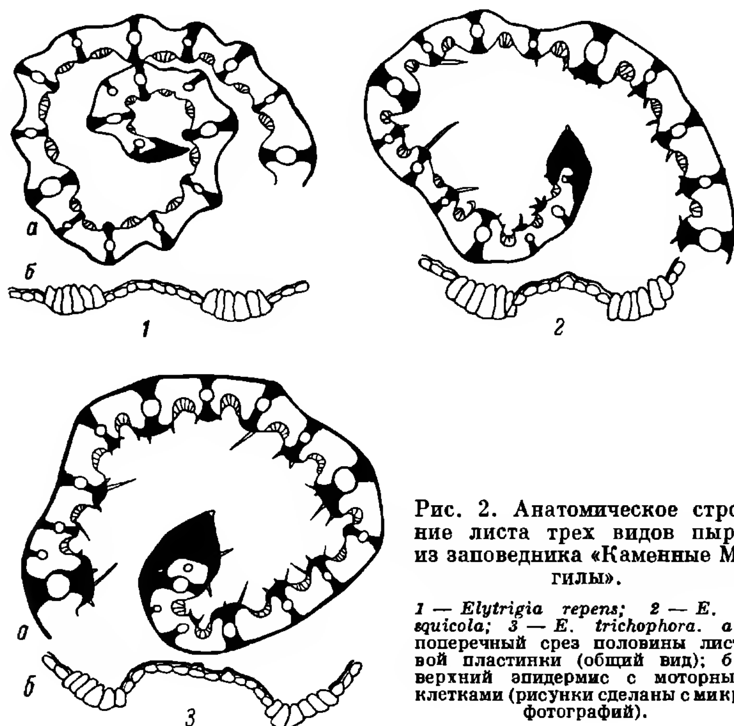


Рис. 2. Анатомическое строение листа трех видов пырея из заповедника «Каменные Могилы».

1 — *Elytrigia repens;* 2 — *E. tesquicola;* 3 — *E. trichophora.* а — поперечный срез половины листовой пластинки (общий вид); б — верхний эпидермис с моторными клетками (рисунки сделаны с микрофотографий).

речном разрезе, размеры и степень погруженности в ткань листа моторных клеток, степень развития склеренхимы при проводящих пучках.

Исследованные виды характеризуются такими главнейшими отличительными признаками в строении листовой пластинки.

Пырей ползучий. Пластинка листа относительно тонкая, с хорошо выраженными ребрами на верхней и нижней ее поверхности, каждое ребро соответствует отдельному проводящему пучку. Механическая ткань при проводящих пучках образует сравнительно узкие тяжи. Край листовой пластинки с относительно некрупным тяжем склеренхимы, на разрезе треугольно заостренный, с оттянутым концом. Моторные клетки выступают над эпидермисом и лишь немного погружены в ткань мезофилла, большие, в 5—6 раз крупнее клеток эпидермиса. Наружные стенки эпидермальных клеток слабо утолщенные. Трихомы на верхней поверхности листа отсутствуют. Проводящих пучков в среднем 42.

Пырей степной. Пластинки листа несколько толще, чем у предыдущего вида, с хорошо выраженными ребрами только на верхней поверхности; нижняя ее поверхность имеет крупноволнистый характер и каждая такая волна перекрывает несколько проводящих пучков. Тяжи механической ткани при проводящих пучках несколько крупнее, чем у пырея ползучего. Край листовой пластинки утолщен, с более крупным тяжем склеренхимы, на разрезе удлиненно-яйцевидный, с шипиком на

конце. Моторные клетки полупогруженные в ткань мезофилла, в 3—4 раза крупнее эпидермальных клеток. Наружные стенки клеток нижнего эпидермиса утолщенные. На верхней поверхности листа имеются трихомы в виде шипиков или волосков. Приводящих пучков в среднем 38.

Пырей волосистый. Пластинка листа сравнительно толстая, с хорошо выраженными ребрами только на верхней поверхности; нижняя поверхность листа слегка волнистая. Механическая ткань при проводящих пучках хорошо развита, образует несколько более крупные тяжи по сравнению с пыреем степным и значительно более крупные, чем у пырея ползучего. Край листовой пластинки с мощным тяжем склеренхимы, на разрезе яйцевидно-овальный или почти округлый, с шипиком на конце. Моторные клетки менее крупные, погружены в ткань мезофилла, в 2—3 раза превышают по размерам клетки эпидермиса. Наружные стенки клеток нижнего эпидермиса сильно утолщены. На верхней поверхности листа имеются различного рода трихомы. Проводящих пучков в среднем 35.

Сравнительный анализ анатомических особенностей пластинки листа трех рассматриваемых видов показывает, что пырей степной по ряду признаков занимает промежуточное положение между пыреями ползучим и волосистым, но по совокупности признаков все же ближе стоит к пырею волосистому.

Сроки и суточные ритмы цветения. На опытном участке кафедры высших растений в 1965 г. было проведено сравнительное изучение сроков и суточных ритмов цветения трех изученных видов пырея. Наблюдения проводила О. А. Петрова.

В 1970 г. на опытном участке нами было проведено повторное изучение сроков и суточных ритмов цветения указанных видов. Цветение изучалось на тех же образцах пырея степного (№ 338) и пырея волосистого (№ 319), которые исследовались в 1965 г. Изучавшиеся ранее образцы пырея ползучего из «Каменных Могил» (№ 339) за пять лет произрастания на опытном участке смешались с местными формами пырея и были утеряны. Поэтому для сравнения были взяты образцы остистой формы этого вида, привезенные из Провальской степи. Данные о сроках цветения этих видов в условиях опытного участка приведены в таблице.

Сроки цветения трех видов пырея (*Elytrigia*) на опытном участке

Год наблюдений	Пункты взятия образцов	Названия видов и номера образцов	Цветение		
			начало	полное	конец
1965	Заповедник «Каменные Могилы»	*E. repens* (№ 339)	17 VI	19 VI	28 VI
		E. tesquicola (№ 338)	24 VI	26 VI	1 VII
	Провальская степь	*E. trichophora* (№ 319)	21 VI	24 VI	30 VI
1970	Провальская степь	*E. repens*	11 VI	21 VI	23 VI
	Заповедник «Каменные Могилы»	*E. tesquicola* (№ 338)	13 VI	21 VI	27 VI
	Провальская степь	*E. trichophora* (№ 319)	13 VI	21 VI	26 VI

Как видно из таблицы, первым в сезоне зацветает пырей ползучий и несколько позднее (на 2—7 дней) пырей волосистый, он и заканчивает цветение на 2—3 дня позже пырея ползучего. Сроки цветения пырея степного и волосистого практически совпадают. Некоторые различия в сроках зацветания в разные годы легко объясняются погодными условиями. В 1965 г. максимумы цветения у трех исследованных видов были несколько раздвинуты (при интервале в 2—5 дней), а в 1970 г. они у всех видов совпали. Эти данные свидетельствуют о том, что между возможными родительскими видами — пыреем ползучим и пыреем воло-

систым — нет биологической изоляции, обусловленной разными сроками цветения в сезоне.

Этот вывод об отсутствии биологической изоляции между двумя указанными видами еще более наглядно подтверждается суточными ритмами их цветения. Оба они являются послеполуденными злаками: пырей ползучий цветет чаще всего с 14 часов до 17.30, а пырей волосистый — с 14.30 до 17 часов. Характер цветения порционный. Сходный суточный ритм цветения этих двух видов создает благоприятные условия для их возможного переопыления.

Пырей степной имеет сходные с указанными видами суточный ритм и характер цветения. В течение суток он обычно цветет с 15 до 17 часов. По суточным ритмам и срокам цветения в сезоне он ближе стоит к пырею волосистому.

По данным О. А. Петровой, все три исследованных вида составляют гексаплоидную группу (2n=42). У пырея степного она наблюдала нарушения в редукционном делении, выражающиеся в отставании 1—2 хромосом в метафазе первого деления и наличии 1—2 отброшенных хромосом в анафазе первого деления; это в некоторой степени подтверждает гибридную природу данного вида.

На основе проведенных исследований можно сделать вывод о том, что пырей степной является устойчивым естественным гибридом между пыреями ползучим и волосистым и должен в дальнейшем обозначаться как *Elytrigia×tesquicola* Prokudin (pro sp.) или же как *E. repens×E. trichophora*.

По данным Ирасека (Jirásek, 1954), в Чехословакии встречаются формы, промежуточные по своим признакам между пыреями ползучим и волосистым. В цитируемой работе автор рассматривает эти формы как гибрид *Elytrigia repens×trichophora* Jsk. и предлагает за ними закрепить видовое название *E. dominii* Jsk. — пырей Домина. В этой же статье по гербарным образцам Домина (сборы 1903 г.) он указывает тип этого вида и цитирует несколько других образцов, собранных в последующие годы. Однако в указанной работе Ирасек не дает морфологического описания этого нового гибридного вида.

Не располагая описанием пырея Домина, а также гербарными материалами из Чехословакии, мы не можем судить об идентичности или различиях между *Elytrigia dominii* Jsk. и *E. tesquicola* Prokudin. Но трудно допустить, чтобы гибриды между одними и теми же видами в различных частях ареала их совместного произрастания настолько отличались по своим морфологическим признакам, что это вызвало бы необходимость описания их под разными видовыми эпитетами. Скорее всего это один гибридный вид, за которым должно быть закреплено его приоритетное название — *Elytrigia×tesquicola* Prokudin (*Agropyrum tesquicolum* Prokudin, Fl. RSS Ucr. II, 1940 : 342).

ЛИТЕРАТУРА

Клоков М. В. (1950). Злаки. В кн.: Визначник рослин УРСР : 837—908. — Привалова Л. А. и Ю. Н. Прокудин. (1959). Дополнения к I тому «Флоры Крыма» : 115—119. — Прокудін Ю. (1938). Пирії України. Учені записки Харківськ. держ. унів., 14 : 159—219. — Прокудін Ю. М. (1965). Злакові. В кн.: Визначник рослин України : 55—111. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора УРСР. (1940). II. — Jirásek V. (1954). Přispěvek k systematice a taxonomii československych pýrů — *Agropyrum* Gaertn. Preslia, 26 : 159—176.

Харьковский государственный университет.

(Получено 27 IV 1971).

УДК 582.951.6 : 581.9 (47+57)

Е. Г. Бобров

PENNELLIANTHUS — НОВЫЙ РОД СЕМ. *SCROPHULARIACEAE* ВО ФЛОРЕ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

E. G. BOBROV. *PENNELLIANTHUS* — THE NEW GENUS OF FAMILY *SCROPHULARIACEAE* IN U. S. S. R. FLORA

В работе Строу (Straw, 1966) была проведена критическая ревизия американских представителей трибы *Cheloneae* D. Don. сем. *Scrophulariaceae* — родов, тесно примыкающих к роду *Penstemon* Schmidel. Работа эта важна для советских исследователей, так как один из видов этого рода распространен на советском Дальнем Востоке.

Строу довольно отчетливо очертил 6 относящихся сюда родов: 1) *Penstemon* Schmidel (около 250 видов, все из Сев. Америки); 2) *Chionophila* Benth. (2 вида из альпийского пояса Скалистых гор); 3) *Chelone* L. (4 вида из восточных штатов США); 4) *Nothochelone* (A. Gray) Straw (один вид на крайнем северо-западе США); 5) *Leiostemon* Raf. (один вид в Сев. Японии и на советском Дальнем Востоке); 6) *Keckia* Straw (7 видов в северной Калифорнии).

В дополнение к морфологической характеристике отмеченных родов Строу поместил в своей работе изображения анатомических деталей их цветков, а также начертил на карте ареалы этих родов в Сев. Америке. На отдельной карте был изображен при этом гипотетический ареал раннетретичного предка *Cheloneae* и намечена сегрегация трех среднетретичных и двух более поздних центров развития этих родов.

Итак, известный на нашем Дальнем Востоке *Penstemon frutescens* Lamb. возведен в ранг особого рода — *Leiostemon* Raf., а его единственный вид назван *L. frutescens* (Lamb.) Raf. ex Jacqs.

Касаясь номенклатурной стороны дела, Строу указал, что это родовое название стало источником путаницы, из-за включения Рафинеском и Грином «чуждых элементов». О последних Строу (1966) писал: «Через 7 лет после обозначения *L. frutescens* как типа рода *Leiostemon*, Рафинеск, по неизвестной причине, при сравнении двух видов, добавил к этому роду еще *Penstemon ambiguus* Torr. То что он назвал при этом и *L. purpureum* Raf. указывает на то, что его материал в действительности ближе подходил к *P. thurberi* Torr. Грин (E. L. Greene) позднее заключил, что два вида — *P. ambiguus* и *P. thurberi* — отличаются от *Penstemon*, и поместил оба в 1906 г. в род *Leiostemon*. Он игнорировал или не знал более раннего обозначения *L. frutescens* как типового вида рода. Оба вида — *P. ambiguus* и *P. thurberi*, — хотя и характеризуются венчиками необыкновенной для *Penstemon* величины, несомненно являются видами этого рода и должны быть исключены из *Leiostemon*».

Из сказанного можно заключить, что Строу не был убежден в полной основательности своего решения номенклатурного вопроса. Последний, по-видимому, правильно разрешен теперь, в 1970 г. Кросуайтом, описавшим новый род — *Pennellianthus* (Crosswhite a. Kawano, 1970). Кросуайт указал прежде всего на то, что название *Leiostemon* отнесено к этому роду ошибочно. Он справедливо отметил, что как тип рода *Leiostemon* у Рафинеска указан *P. frutescens* Pursh. Это название, однако, является «nomen nudum» и в то же время поздним омонимом для *P. frutescens* Lamb. (1811). Исследовав все относящиеся к этому вопросу обстоятельства, Кросуайт пришел к следующему заключению: «Я полагаю, что описание в 1825 и 1832 гг. *Leiostemon*, опубликованное Рафинеском, было основано на типе *P. ambiguum* Torrey, который, очевидно, первоначально был определен Джемсом как *P. frutescens*». В любом случае «*P. frutescens* Pursh», цитированный Рафинеском, был взят не из «Флоры» Пурша, так как описание Пурша противоречит родовой характеристике *Leioste-*

тоn. Биномиал «*P. frutescens* Pursh» никогда не был законно опубликован и как таковой официально не существует и не может быть избран типом. Существующая путаница является результатом причисления в «Index kewensis» несуществующего биномиала «*Leiostemon frutescens*» к синонимам *Penstemon frutescens* Lambert, на основе предположения, которое не было точно проверено.

Далее Кросуайт указывает, что название «*Leiostemon* всегда применялось к *Penstemon ambiguus* и близким к нему видам, к группе, которую я трактую как *Penstemon* sect. *Leiostemon* (Raf.) Crosswhite. Название *Leiostemon* никогда не применялось для азиатских растений даже Рафинеском».

Все изложенное дало Кросуайту достаточное основание предложить для восточноазиатского «*Penstemon frutescens* Lamb.» новое родовое название. Это новое название — *Pennellianthus* Crosswhite — он дал в память известного американского ботаника Фрэнсиса Пеннела (Fr. Wh. Pennell, 1886—1952 гг.), много сделавшего для изучения систематики *Scrophulariaceae*.

Особое внимание американских исследователей к «*P. frutescens* Lamb.», (которое нашло отражение не только и специальных исследованиях, но и в общих руководствах) было вызвано тем, что виды рода *Penstemon*, распространенные на азиатском и американском континентах, свидетельствуют о флористических связях обоих материков. В упомянутой работе Кросуайт и Кавано (1970) подчеркивают, что «*Penstemon frutescens* Lamb.», на который обычно при этом указывают, не относится к роду *Penstemon.* Этот факт отнюдь не противоречит некоторой общности флор того и другого континентов; напротив, по нашему мнению, он ее даже подчеркивает, свидетельствуя о том, что начало указанной «общности» приходится на более раннее время, быть может на миоцен.

Несомненна, конечно, близость рода *Pennellianthus* к некоторым видам родов *Penstemon* и *Chelone*.

Японский ботаник Кавано, соавтор Кросуайта, специально изучавший распространение этого вида и его местообитания, дал перечень известных ему местонахождений. По Кавано, он распространен на севере Японии, на Южн. Сахалине, по всей цепи Курильских островов, на южной Камчатке и в Тауйской губе на северном побережье Охотского моря. В Японии он встречается на высотах 1000—2000 м преимущественно на почвах вулканического происхождения. Коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР дополняют данные Кавано о распространении этого вида местонахождениями под Охотском и на мысе Алевин, а на Камчатке несколькими находками на юге полуострова.

Об этом новом для флоры Советского Союза роде может быть дана следующая краткая справка.

Pennellianthus Crosswhite, 1970, Amer. Midl. Nat. 83, 2 : 362. «Чашечка пятираздельная, с долями узкими (10—13 мм дл.) и равными; венчик с пятинадрезным отгибом и неравными сегментами, с почти цилиндрической трубкой, превышающей чашечку; тычинки расположены на лепестках, четыре тычинки волосистоопушенные, несут щитовидо уплощенные пыльники; стерильная тычинка волосистоопушенная; пестик на ложе, с нитевидным столбиком и одиночным рыльцем; коробочка продолговатая, двугнездная, четырехстворчатая, 10—15 мм дл.; семена сжаты; 2n = 40».

В отличие от *Penstemon* этот род имеет семена гладкие или с небольшой крыловидной окраиной, соцветие с многоклеточными железистыми волосками, а также подпестичный нектарник в виде диска; основное хромосомное число n = 20.

Тип: *Pennellianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite.

Pennellianthus frutescens (Lamb.) Crosswhite, 1970, l. c.: 362. — *Penstemon frutescens* Lamb. 1811, Trans. Linn. Soc. 10 : 259, tab. 6; Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3 : 322; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 65; Hult. 1930,

Fl. Kamtsch. 4 : 95, tab. 3, Karte 667; Sugaw. 1940, Ill., Fl. Saghal. 4 : 1627; Горшк. 1955, Фл. СССР, 22 : 309; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 367. — *Leiostemon frutescens* (Lamb.) Raf. ex Jacqs. 1894, Ind. Kew. 3 : 50; Straw, 1966, Brittonia, 18, 1 : 87.

Typus: «Habitat Camtschatca et Unalaschka».

Обитает в среднегорном и высокогорном поясах и в низкогорьях на влажных почвах преимущественно вулканического происхождения.

Распространение: Советский Дальний Восток — южн. Камчатка, северное побережье Охотского моря, Южн. Сахалин и острова Курильской гряды; Япония.

Вид описан из южн. Камчатки. Тип в гербарии Палласа (Британский музей); изотип в Ленинграде.

При первоописании вида Ламберт, на основании замечания на этикетке в гербарии Палласа, указал Камчатку и Уналашку как родину этого растения. Нам нетрудно догадаться, что это растение, не попавшее в «Сибирскую Флору» Гмелина, могло быть собрано там только в конце XVIII в., когда вновь проявился интерес к изучению дальневосточной окраины России. Точное указание на Камчатку и Уналашку нами отнесено без всякого сомнения ко времени экспедиции Биллингса и Сарычева, т. е. к 1789—1792 гг., когда врач этой экспедиции К. Мерк собирал растения на Камчатке. Заметим, что имя доктора Мерка введено в ботаническую литературу Д. И. Литвиновым в его «Библиографии флоры Сибири». В. Л. Комаров во «Флоре полуострова Камчатки» (стр. 7) прямо указывает на то, что Мерк «экскурсировал около Петропавловска в 1789, 1791 и 1792 гг. Он был на Авачинской сопке и на Беринговых островах. Гербарий его был передан акад. П. С. Палласу и сохранился в составе последнего». Известно, что Мерк с Биллингсом посетили и Уналашку. Вид этот, однако, имеет на Камчатке свои крайние северо-восточные местообитания и нигде ни на Алеутской гряде, ни в Уналашке не растет. Не приходится сомневаться в том, что Мерк собрал это растение на Авачинской сопке, где его потом собирали едва ли не все ботаники, посетившие Камчатку. Авачинская сопка — классическое местонахождение *Pennellianthus frutescens*.

В высшей степени интересно, что растение, собранное Мерком (изотип), сохранилось в гербарии Ботанического института АН СССР. Здесь хранятся образчики растения из гербария Ф. Б. Фишера с указанием на принадлежность их гербарию Палласа; они имеют оригинальную этикетку Мерка, написанную очень неразборчиво по-немецки, с упоминанием той же Уналашки. Последнее свидетельствует о том, что эти образцы из гербария Мерка относились к части его сборов с этикетками «Камчатка—Уналашка», что и процитировано при первоописании.

В заключение следует заметить, что принятое в русской литературе написание родового названия *Pentastemon*, встречающееся часто и у зарубежных авторов, как и некоторые другие варианты его написания, неверно; правильное написание рода — *Penstemon*. Этимология этого слова, по мнению Строу, такова: сочетание слова paene—pene (=почти) со словом stemon (тычинка), совершенно аналогичное сочетанию paeninsula—peninsula (=полуостров).

ЛИТЕРАТУРА

Crosswhite F. S. a. S. Kawano. (1970). *Pennellianthus* (*Scrophulariaceae*) — A New genus of Japan and USSR. Amer. Midl. Naturalist, 83, 2. — Strow R. M. (1966). A redefinition of *Penstemon* (*Scrophulariaceae*). Brittonia, 18, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 X 1971).

УДК 582.662 : 581.9 (47+57)

В. П. Бочанцев и А. М. Барсегян

MICROCNEMUM UNG.-STERNB. — НОВЫЙ РОД ФЛОРЫ СССР

V. P. BOTSHANTZEV AND A. M. BARSEGJAN. *MICROCNEMUM* UNG.-STERNB. — NEW GENUS OF THE U. S. S. R. FLORA

В 1956 г. и повторно в 1971 г. в Армении на засоленных болотцах, на высоте около 850 м над ур. м. было собрано растение, оказавшееся представителем монотипного рода *Microcnemum* Ung.-Sternb. — *M. coralloides* (Loscos et Pardo) Font Quer (сем. *Chenopodiaceae*, колено *Salicornieae*). Этот вид первоначально был открыт в Испании. Затем его обнаружили в Турции. И вот теперь он найден в СССР.

Microcnemum — небольшое однолетнее растение, напоминающее *Salicornia* L., но хорошо от нее отличающееся листьями в виде довольно длинных попарно сращенных между собой влагалищ в высушенном состоянии пленчатых и оттопыренных, скрытыми в пазухах прицветников цветками, пленчатым околоцветником, семенами с черной твердой мелкозернистой оболочкой и другими признаками.

Находка *Microcnemum coralloides* очень интересна — она увеличила количество средиземноморских растений, зарегистрированных на территории СССР.

Вот наиболее важные литературные источники по этому виду:

Microcnemum coralloides (Loscos et Pardo) Font Quer, 1925, Butll. Inst. Catalana Hist. Nat. 5 : 98; ejusd. 1928, Cavanillesia, 1 : 19; Ulbrich, 1934, in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Auff. 16c : 553; fig. 206; Ball, 1964, Fl. Europaea, 1 : 103. — *Artrocnemon coralloides* Loscos et Pardo, 1863, Ser. Inconf. Pl. Indigen. Aragoniae : 90. — *Salicornia? fastigiata* Loscos et Pardo, 1863, Ser. Inconf. Pl. Indigen. Aragoniae : 90, in syn. — *Microcnemum fastigiatum* (Loscos et Pardo) Ung.-Sternb. 1876, Atti Congr. Bot. Firenze, 1874 : 280; Willk. 1882, Ill. Fl. Hispaniae, 1, 4 : 42, tab. 29; ejusd. 1893, Suppl. Prodr. Fl. Hispanicae : 62.

Найденные в СССР растения несколько отличаются от типичных испанских. В частности, у наших растений семена немного крупнее, а их поверхность с несколько более резко выраженной зернистостью. Эти признаки сближают их с растениями из Турции, которые были описаны в качестве особого подвида. Очевидно, и наши растения следует относить к тому же подвиду:

Microcnemum coralloides (Loscos et Pardo) Font Quer subsp. *anatolicum* Wagenitz, 1959, Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch. 72, 3 : 153, Abb. 1; Aellen, 1967, in Davis, Fl. Turkey, 2 : 324.

Приводим этикетки собранных в СССР растений:

Армянская ССР. Вединский район, пос. Арарат, на болоте с *Juncus acutus*, 24 VII 1956, цв. А. Барсегян и Т. Егорова. — Болотце к востоку от г. Арарат, вместе с *Inula seidlitzii* и *Plantago maritima*, 12 X 1971, пл. П. Гамбарян и М. Галстян (LE).

Институт ботаники
Академии наук АрмССР,
Ереван
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 XII 1971).

УДК 632.53+632.51] : (470.40./.43)93/99

В. В. Туганаев

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ КУЛЬТУРНЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

V. V. TUGANAEV. MATERIALS ON THE HISTORY OF CULTURAL AND RUDERAL PLANTS OF MIDDLE VOLGA

На основе данных археологических раскопок приводятся сведения о составе сорных и культурных растений Среднего Поволжья, начиная с древнейших времен до XIV в. н. э. Автором обнаружены семена 8 видов культурных и 17 видов сорных растений. Семена культурных и большинства сорных растений средневековья отличаются от семян XX в. мелкими размерами. Увеличение размеров семян произошло лишь у тех сорных видов, которые связаны в своем распространении с семенами культурных растений, в результате бессознательного отбора.

При выяснении происхождения и истории видов растений большое значение придается анализу археологических материалов (Де Кандоль, 1883; Комаров, 1958; Синская, 1969, и др.). Однако подобные материалы встречаются нечасто. Так, для обширного района Среднего Поволжья и прилегающих к нему территорий известно лишь несколько случаев находок при археологических раскопках семян культурных, а вместе с ними и сорных растений. Так, А. В. Збруевой (1954) в отложениях VII—III вв. до н. э. у с. Ананьино (Татарская АССР) обнаружены семена конопли, Ю. А. Краснов (1965) отмечает присутствие зерен полбы (спельты) и ячменя в слоях I—III вв. н. э. в Осинском городище (юг Пермской области). При раскопках Донды-Карского городища (север Удмуртской АССР) найдены семена ржи, овса, ячменя, полбы и пшеницы, которые, по мнению специалистов, относятся к IX—XIV вв. н. э. (Смирнов, 1929, 1952). В зерновых ямах XII—XV вв. городища Булгары обнаружены семена пшеницы, ячменя, ржи, проса, овса, гороха и чечевицы; наряду с ними были найдены семена сорных растений — гречишки вьюнковой, вьюнка полевого, мяты полевой и подмаренника (Смирнов и Мерперт, 1954). Среди материалов раскопок святилища Шолом (VII—VIII вв. н. э.) и городища Балымеры (VIII—X вв. н. э.) в Закамье в Татарской АССР вблизи Булгар А. В. Кирьяновым (1958) обнаружены семена полбы, ячменя, проса, пшеницы, овса, гороха и конопли, а из сорных видов — неслии метельчатой, подмаренника цепкого, гречишки вьюнковой, пикульника, мяты полевой, гречишки развесистой, почечуйной травы, птичьей гречишки, смолевки-хлопушки. Интересные находки на территории Мордовии сделаны П. Д. Степановым (1956) при раскопках городищ Ашна-Пандо и Ош-Пандо. Здесь в слоях VI—IX вв. найдены семена ячменя, полбы, ржи, гороха.

О возделываемых культурах X—XII вв. в Среднем Поволжье некоторый материал дают также исторические источники. Так, Ибн-Русте, побывавший в Булгарском государстве, писал: «Болгаре народ земледельческий и возделывают всякого рода зерновой хлеб, как-то пшеницу, ячмень, просо и пр.» (цит. по: Кирьянов, 1958).

Таким образом, для всего Среднего Поволжья и примыкающей к нему территории известно лишь 8 местонахождений семян культурных и сорных растений, и это заставляет внимательно относиться к каждой находке ботанических материалов при археологических раскопках.

В наше распоряжение для определения были предоставлены семена культурных растений из Булгарского селища близ с. Рождествено (Татарская АССР) и городища Булгары. В первом случае семена собраны на дне ямы № 1 в слое, датируемом XII—XIII вв. (Генинг и др., 1962), во втором — в слое конца XIII—начала XIV вв. (Отчет Куйбышевской археологической экспедиции, 1950. Рукопись. Государственный музей ТАССР).

Определение семян культурных растений проведено по руководству Н. А. Майсуряна (1946), «Культурной флоре СССР» (1935—1937) и по коллекции семян культурных растений. Семена сорных видов определены по руководствам П. В. Ленькова (1932) и В. П. Доброхотова (1961); при определении мы использовали издание «Сорные растения СССР» (1934—1935) и коллекцию семян сорных растений, имеющуюся на кафедре ботаники Казанского университета.

Семенной материал из с. Рождествено оказался значительно беднее Булгарского. В первом обнаружены семена четырех видов культурных растений — мягкой пшеницы, полбы, ячменя и ржи и пяти видов сорняков — *Galeopsis* sp., *Galium aparine* L., *Chenopodium album* L., *Lithospermum arvense* L., *Stachys neglecta* Klok. В Булгарах набор видов заметно богаче. Здесь определены 8 видов культурных растений — мягкая пшеница, полба, ячмень, горох, чечевица, вика, просо и рожь и 17 сопутствующих им сорных видов — *Agrostemma githago* L., *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis* L., *Fumaria officinalis* L., *Galeopsis* sp., *Galium aparine*, *Lappula myosotis* Moench, *Lithospermum arvense*, *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Polygonum aviculare* L., *P. convolvulus* L., *P. hydropiper* L., *P. persicaria* L., *Spergula maxima* Weihe, *S. sativa* Boenn., *Stachys neglecta*, *Vicia cracca* L.

На долю семян пшеницы, гороха, чечевицы и ячменя приходится более 80% всего количества семян культурных растений. Из сорных видов наиболее обильно представлены семена гречишки вьюнковой (51%), мари белой (25%), вьюнка полевого (10%), неслии метельчатой и пикульника (по 4%), торицы большой (3%) и куколя обыкновенного (3%). Остальные виды встречаются значительно реже.

Определения показали, что в Среднем Поволжье в средние века выращивались 2 вида пшеницы: мягкая *Triticum aestivum* L. и иолба *T. diccocum* (Schrank) Schüebl. Зерновки мягкой пшеницы в археологическом материале имеют округло-овальную форму, длина их в среднем равна 4.2 мм, ширина 3.1 мм, в то время как названные иоказатели у современной пшеницы соответственно равняются 5.8 и 3.1 мм. Зерна ископаемой полбы по форме не отличаются от современной, но по величине разница между ними довольно большая (см. таблицу).

В настоящее время в Среднем Поволжье полба встречается исключительно редко. Небольшие посевы ее можно найти в Удмуртии, Чувашии, Татарии и Башкирии (Бахтеев, 1960; Жуковский, 1964). Распространенной культурой в Булгарском государстве был ячмень *Hordeum sativum* Jess. Судя по симметричному строению зерновки, в X—XIV вв. возделывался двурядный ячмень. О размерах зерен современного и древнего ячменей можно получить представление из таблицы.

Среди семян пшеницы, ячменя и гороха было найдено 12 зерен ржи *Secale cereale* L. Так же, как и у ячменя, зерна ископаемой ржи значительно мельче, чем у современной. Вполне вероятно, что в начале X в. на изучаемой территории рожь в чистом виде не высевалась, а встречалась в качестве примеси в других культурах.

Семена проса *Panicum miliaceum* L. встречаются как в чистом виде, так и среди семян других культур. По-видимому, как и в настоящее время, в X—XIV вв. просо не только возделывалось, но и засоряло посевы многих культур на черноземных почвах. Нами семена проса были найдены среди семян гороха, чечевицы, пшеницы и ячменя.

Заметная роль на полях Булгарского государства принадлежала бобовым культурам, особенно гороху *Pisum sativum* L. и чечевице *Lens esculenta* Moench. Ископаемые семена обеих культур отличаются мелкими размерами. Так, семена гороха в диаметре достигали всего 4.9 мм, а семена чечевицы 2.9 мм. Последний вид можно отнести к *Lens esculenta* Moench var. *microsperma* Bar., которая относится, по Е. И. Барулиной (1937), к группе примитивных чечевиц. Среди семян чечевицы часто встречаются семена вики *Vicia sativa* L., отличающиеся от семян чечевицы округлой формой.

Размеры (в миллиметрах) ископаемых и современных семян культурных и сорных растений

Вид	n	Показатели	1970 г.	X—XIV вв.	t_D
			$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	
Triticum aestivum L.	50	Длина	5.8±0.08	4.2±0.2	8
		Ширина	3.1±0.04	3.1±0.01	
Hordeum sativum Jess.	50	Длина	7.5±0.05	5.4±0.04	33
		Ширина	2.9±0.02	2.3±0.04	21
Pisum sativum L.	50	Диаметр	7.0±0.03	4.95±0.02	51
Secale cereale L.	10	Длина	7.4±0.4	5.3±0.01	4.6
		Ширина	2.4±0.07	1.5±0.07	8.6
Triticum diccocum (Schrank) Schübl.	10	Длина	8.7±0.1	5.4±0.2	13
		Ширина	2.9±0.09	1.35±0.02	10.1
Agrostemma githago L.	22	Длина	3.0±0.04	2.7±0.06	4.4
		Ширина	2.5±0.1	2.1±0.02	4.0
Convolvulus arvensis L.	22	Длина	3.8±0.04	3.0±0.06	11.4
		Ширина	2.3±0.05	2.0±0.04	4.3
Neslia paniculata (L.) Desv.	20	Диаметр	2.1±0.03	1.8±0.04	8
Polygonum convolvulus L.	50	Длина	3.14±0.06	2.0±0.002	19
		Ширина	1.87±0.06	1.2±0.002	10.4
Chenopodium album L.	50	Диаметр	1.27±0.01	1.23±0.04	1.0

Видовой состав сорных растений, сопутствующих культурным, в посевах X—XIV вв. существенно не отличается от современного. Следует лишь отметить почти полное исчезновение с полей Среднего Поволжья куколя обыкновенного. Семена у многих обнаруженных ископаемых сорных видов по размерам значительно уступают современным (см. таблицу) [1] и лишь у *Chenopodium album* они не претерпели за последние 800—1000 лет видимых изменений. Это можно объяснить тем, что процесс укрупнения семян мог идти только у тех сорных видов, которые связаны в своем распространении с посевным материалом культурного растения (вьюнок полевой, пикульники, куколь обыкновенный, гречишка вьюнковая, неслия метельчатая и др.). Лишь в этом случае наряду с отбором культурных растений происходил бессознательный искусственный отбор сорных видов. Те же виды сорняков, у которых лишь небольшая часть семян попадает в семенной материал культурных растений, естественно, не смогли подвергнуться процессу отбора; поэтому размеры их семян в течение последнего тысячелетия не претерпели изменений. К числу таких видов в наших примерах относится марь белая, у которой большая часть семян попадает в почву, а из семенного материала культурных растений их легко удалить. Исчезновение куколя обыкновенного, почти полностью связанного в своем распространении с семенами культурных растений, можно объяснить тщательной очисткой посевного материала.

Таким образом, в течение последних 8—10 веков на территории Среднего Поволжья шел процесс укрупнения семян не только культурных, но и сорных растений, что несомненно является хорошим показателем наличия тесных связей между сорными и культурными компонентами агрофитоценозов.

Автор выражает благодарность археологам Государственного музея ТАССР и Казанского филиала АН СССР, предоставившим материал для обработки.

[1] Укрупнение семян сорных растений, в частности у *Polygonum convolvulus*, происходило не только в последнее тысячелетие, но и раньше, как это показал А. П. Расиньш (1958, 1959). Увеличение размеров семян *P. convolvulus* этот автор связывает с длительным отбором посевного материала в результате его продолжительной очистки.

ЛИТЕРАТУРА

Барулина Е. И. (1937). Чечевица. Культурная флора СССР, IV. — Бахтеев Ф. Х. (1960). Важнейшие культурные растения и их история. — Гениниг В. Ф., В. Е. Стоянов, Т. А. Хлебникова и др. (1962). Археологические памятники у с. Рождествено. — Декандоль Альфонс. (1883). Происхождение культурных растений. — Доброхотов В. П. (1961). Семена сорных растений. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Збруева А. В. (1954). Население Камы в далеком прошлом. В сб.: По следам древних культур. — Кирьянов А. В. (1958). К вопросу о раннеболгарском земледелии. Матер. и исслед. по археологии СССР, II, 1. — Комаров В. Л. (1958). Происхождение культурных растений. Избр. соч., XII. — Краснов Ю. А. (1965). К истории раннего земледелия в лесной полосе европейской части СССР. Сов. археолог., 2. — Культурная флора СССР. (1935—1937). I—IV. — Леньков В. П. (1932). Семена полевых сорных растений европейской части СССР. — Майсурян Н. А. (1946). Растениеводство. — Расиньш А. П. (1958). Сорняки археологического зернового материала как показатель системы земледелия в Латвии до XIII века н. э. Научн. конфер. по защите растений. Вильнюс. — Расиньш А. П. (1959). Материалы к истории культурных и сорных растений на территории Латвийской ССР до XIII века н. э. В кн.: Растительность Латвийской ССР, II. — Синская Е. Н. (1969). Историческая география культурной флоры. — Смирнов А. П. (1929). Донды-Карское городище. Тр. научн. общ. по изуч. Вотск. края, 4. — Смирнов А. П. (1952). Очерки древней и средневековой истории народов Среднего Поволжья и Прикамья. Матер. и исслед. по археологии СССР, 28. — Смирнов А. П. и Н. Я. Мерперт. (1954). Из далекого прошлого народов Среднего Поволжья. В сб.: По следам древних культур. — Сорные растения СССР. (1934—1935). I—IV. — Степниов П. Д. (1956). Из истории земледелия в Нижнем Поволжье. Тр. Саратовск. обл. муз. краевед., 1. Археол. сб. — Степанов П. Д. (1967). Ош-Пандо.

Казанский
государственный университет.

(Получено 22 VI 1971).

УДК 581.9 (574.2)

П. Г. Пугачев

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФЛОРЕ КУСТАНАЙСКОЙ И ТУРГАЙСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

P. G. PUGACHEV. NEW DATA ABOUT THE FLORA OF KUSTANAY AND TURGAY DISTRICTS

Сообщается о флористических находках, сделанных автором в островных сосновых борах и березовых колках Тургайской впадины. Приводятся ранее не отмеченные виды, а также наиболее южные местонахождения некоторых редких растений для этого района.

Флора и растительность Кустанайской и Тургайской областей привлекали внимание многих исследователей, посвятивших им ряд публикаций (Богдан, 1908; Скалов, 1909; Федченко и Крашенинников, 1910; Баранов, 1925). В последующие годы изучалась главным образом растительность степей в связи с районированием этих территорий (Природное районирование Северного Казахстана, 1960). Флора островных сосновых и березовых лесов, представляющих убежище для бореальных лесных растений, до последнего времени изучена недостаточно. Имеющиеся работы касаются флоры и растительности лишь некоторых лесных массивов (Горелов, 1938; Вернандер, 1938; Левицкий, 1938; Демидовская, 1958) или основаны на общей ботаникогеографической характеристике растительности лесов (Павлов, 1925; Демченко, 1961; Грибанов и др., 1970).

Автором этой статьи в 1966—1971 гг. проводилось геоботаническое изучение островных сосновых боров: Ара-Карагая, Аман-Карагая, Казан-Басы, Наурзум-Карагая, Терсек-Карагая и березовых лесов Кустанайской и Тургайской областей. Наши флористические исследования дали некоторые дополнительные материалы о видах растений, новых для рас-

сматриваемых регионов, которые не указаны во «Флоре Казахстана» и других источниках (Павлов, 1928; Воронов, 1954, 1964; Пугачев, 1968, 1969). Нами приводятся также данные о новых самых южных местонахождениях некоторых редких растений флоры этих областей.

Автор выражает благодарность Н. В. Дылису, подтвердившему видовую принадлежность лиственницы, и В. Н. Васильеву за помощь в определении видов берез.

Собранные растения хранятся в гербарии Кустанайского педагогического института. Приводим их список.

1. *Hippophaë rhamnoides* L. Новый вид для территории Кустанайской области. Обнаружен среди кустарниковых зарослей у пос. Тениз Боровского района, 15 VI 1969; вторично зарегистрирован близ совхоза Каратальского Боровского района в березовом редколесье долины р. Тобола, 17 VII 1969. Ближайшее местонахождение — Южная Сибирь (Качалов, 1970).

2. *Sambucus sibirica* Nakai. Во «Флоре Казахстана (1965, т. 8) для территории Кустанайской области не указан. Найден 24 VI 1970 у пос. Тогузакского Комсомольского района по склону правобережья р. Тогузака в сосновом лесу.

3. *Larix sukaczewii* Djil. Новый вид для территории Кустанайской области. Встречен 17 VI 1969 в виде небольших групп в березовых рощах в пределах Джетыгаринского района — между пос. Бирсуатом и Екатериновским Оренбургской области (52°32′ с. ш. и 61°30′ в. д.). Ближайшее местонахождение — Южный Урал (Дылис, 1947; Свистун, 1970).

4. *Betula krylovii* Kryl. Ранее указана Л. Ф. Демидовской (1958) для березняков в северных лесхозах Кустанайской области. В наших сборах зарегистрирована 5 VI 1968 в Наурзумском бору — в леске Бес-Агаш (кв. № 53) — в березняке разнотравном. Вторично обнаружена 8 VI 1969 между пос. Аликбаем и совхозом «1-й Семилетки» Наурзумского района в березняке костровом.

5. *B. karagandensis* V. Vassil. Ближайшее местонахождение — Южный Урал (Васильев, 1969). Найдена 19 VI 1969 в долине р. Шолак-Дамды у совхоза Дамдинского Наурзумского района в березняке костяничном, а также в Наурзумском бору у оз. Кутантал (кв. № 89) — в березняке болотнопапоротниковом, 25 VI 1969.

6. *B. microphylla* Bunge. Приводится для Западной Сибири и Алтая (Качалов, 1970). Зарегистрирована 25 VI 1969 в Наурзумском бору (кв. № 73) — в березняке вейниковом.

7. *B. plathyphylloides* V. Vassil. Указана (Васильев, 1969) для Оренбургской области (сборы Б. Федченко и Н. Гончарова 1927 г. у пос. Адырлинского и Екатериновского). Нами обнаружена 16—25 VI 1968 в Боровском лесу у совхоза Каменск-Уральского Боровского района и в бору Казан-Басы (кв. № 5, Казанбасское лесничество) — в березняке хвощево-болотнопапоротниковом, 28 VII 1969.

8. *B. procurva* Litv. Указывается для Южного Урала (Васильев, 1969). Зарегистрирована 10 VI 1969 у пос. Боровского Боровского района (у оз. Боровского) — в березняке болотнопапоротниковом. Наряду с этим обнаружена 18—20 VI 1969 между пос. Аликбаем и совхозом «1-й Семилетки» в березняке вейниковом и затем у совхоза Дамдинского в березняке костяничном.

9. *B. oycoviensiformis* V. Vassil. Зарегистрирована 17 VI 1969 в Наурзумском бору (кв. № 128); встречается отдельными группами в березняке кострово-вейниковом.

10. *B. ellipticifolia* V. Vassil. Встречена 16 VI 1968 у пос. Боровского (кв. № 75, Боровское лесничество — Боровской лесхоз) — в березняке костянично-грушанковом.

11. *B. rezniczenkoana* (Litv.) Schischk. Найдена 23 VI 1969 у пос. Семиозерного Семиозерного района — бор Аман-Карагай (кв. № 121, Калининское лесничество — Семиозерный лесхоз) — в березняке хвощевом. Вторично зарегистрирована 25—27 VI 1969 в бору Казан-Басы (кв. № 4,

Казанбасское лесничество — Басамановский лесхоз) — в березняке вейниковом и затем в Наурзумском бору у оз. Кунантал (кв. № 62, № 89) — в березняке со страусником обыкновенным.

12. *Juniperus communis* L. Для территории Кустанайской области приводится впервые. Найден 20 VI 1967 в сосновом бору Терсек (кв. № 5, Сосновское лесничество). Указан для сосновых лесов севера Кокчетавской области (Грибанов, 1965).

13. *Crataegus altaica* Lange. Зарегистрирован 25 VI 1969 в Наурзумском бору у оз. Кунантал (кв. № 62), в приопушке березняка болотно-папоротникового.

14. *C. sanguinea* Pall. Приводится для Тургайской области впервые. Найден 17 VI 1969 в долине р. Шолак-Дамды близ пос. Жаланаш в березовом колке ур. «Каракудук».

15. *Rubus idaeus* L. Во «Флоре Казахстана» (1961, т. 4) самое южное местонахождение на территории Кустанайской области указано в Наурзумском бору. Однако тщательные поиски в продолжение четырех лет не подтверждают данных об этом местонахождении вида. По всей вероятности, отсутствие последнего обусловлено частыми пожарами в этом сосновом бору. Наиболее южное местонахождение *R. idaeus* зарегистрировано нами 26 VI 1970 в бору Казан-Басы (Казанбасское лесничество, кв. № 123), т. е. на 130 км севернее Наурзумского бора.

16. *Struthiopteris germanica* Willd. Найден 25 VI 1969 в Наурзумском бору близ оз. Кунантал. Входит в состав группировок с *Ribes saxatile* Pall., *Betula rezniczenkoana*, *B. karagandensis*, *B. pendula* Roth. Ближайшее местонахождение на территории Кустанайской области — ольшатники близ оз. Кушмурун (Павлов, 1928).

17. *Polypodium vulgare* L. Собран у пос. Бобровки Комсомольского района в ур. «Каменные ворота» на гранитных возвышениях, поросших степными кустарниками и одиночными березами, 20 VI 1968. Ранее для территории Кустанайской области этот вид не указывался («Флора Казахстана», 1956, т. 1).

18. *Salvinia natans* (L.) All. Приводится для Кустанайской области впервые. Найдена 27 VI 1969 в тростниковых зарослях у оз. Боровского. Во «Флоре Казахстана» (1956, т. 1) указывается для Иртышского, Семипалатинского, Прикаспия и других флористических районов Центрального Казахстана.

19. *Geum rivale* L. Ранее для Кустанайской и Тургайской областей не указан («Флора Казахстана», 1961, т. 4). Обнаружен в пойме р. Тогузака близ пос. Бурли Комсомольского района в ольшатнике ур. «Кривули», 16 VI 1968. Вторично найден 18 VI 1969 в долине р. Шолак-Дамды у совхоза Дамдинского в сырых березняках, произрастающих по выходам ключей. Последнее местонахождение отличается интересным набором бореальных лесных растений, не встреченных южнее. Здесь зарегистрированы *Anemone silvestris* L., *Caltha palustris* L., *Carex canescens* L., *Comarum palustre* L., *Hierochloe odorata* (L.) Beauv., *Humulus lupulus* L., *Melandrium rubrum* (Wieg.) Garcke, *Solidago virgaurea* L., *Equisetum silvaticum* L.

20. *Luzula pallescens* (Wahl.) Bess. Ранее самое южное местонахождение указывалось (Воронов, 1954) у совхоза «1-й Семилетки» (Наурзумский бор). Нашими сборами зарегистрирована 24 VI 1969 в долине р. Моилды у пос. Буйректал Амангельдинского района Тургайской области в сыром березовом колке. Здесь же найдены *Heracleum sibiricum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Asperula rivalis* Sibth. et Smith, *Scutellaria galericulata* L.

21. *Carex distans* L. Для территории Кустанайской области приводится впервые. Найдена 12—18 VII 1968 в заболоченных березняках вблизи пос. Боровского и пос. Семиозерного.

22. *Polygala sibirica* L. Имеется указание на местонахождение в Тургае («Флора Казахстана», 1963, т. 6). Найден 10 VI 1968 по склону балки у г. Джетыгары, вторично обнаружен у пос. Бурли Комсомоль-

ского района по склону гранитного правобережья р. Тогузака в зарослях можжевельника *Juniperus sabina* L., 27 VIII 1969.

23. *Scirpus silvaticus* L. Приводится для Кокчетавской и Актюбинской областей, Алтая, Джунгарского Алатау («Флора Казахстана», 1958, т. 2). Ранее зарегистрован у пос. Кушмурун Ф. Ф. Зелинским (1910). Вторично найден 20 VI 1970 в этом же пункте и затем вблизи совхоза Джетыгаринского Джетыгаринского района в заболоченном березовом колке, 27 VI 1970.

24. *Cypripedium guttatum* Sw. Новый вид для территории Кустанайской области. Обнаружен 17 VIII 1968 у пос. Боровского в разреженном сосновом лесу, встречается редко.

25. *Lilium martagon* L. Приводится для Кустанайской области впервые. Найдена 29 VI в долине р. Боровлянки близ совхоза Каменск-Уральского Боровского района (Каменск-Уральское лесничество, кв. № 85) в сосняке разнотравном. Образует группировки с *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt., *Inula britannica* L., *Lathyrus silvestris* L., *Pyrola chlorantha* Sw., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Solidago virgaurea* L.

26. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray. (=*M. grandiflora* Salisb.). Для Кустанайской области во «Флоре Казахстана» (1964, т. 7) не указана. Зарегистрирован 26 VI 1969 в бору Аман-Карагая у пос. Семиозерного в сыром березняке Калининского лесничества (кв. № 121), встречается редко.

27. *Betonica perauсta* Klok. (=*Staçhys officinalis* Trev.). Обнаружена 16 VII 1969 по склону балки вблизи г. Джетыгары, редко.

28. *Viola selkirkii* Pursh (=*V. umbrosa* Fries). Во «Флоре Казахстана» (1963, т. 6) приводится только для Тургая и Улутау. Обнаружена 20 VI 1970 в Кустанайской области — в ольшатниках у пос. Кировки (близ оз. Кушмурун). Входит в состав группировок с *Viola epipsila* Ledeb.

29. *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Приводится для всей лесной территории Центральной Сибири (Бардунов, 1969). Найден 26 VI 1968 в сосновом лесу у пос. Борки Ленинского района (кв. № 28—32, Борковское лесничество — Пресногорьковский лесхоз) — в сосняке мшисто-беломошниковом. Образует напочвенный покров совместно с *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt., *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. alpestris* (L.) Rabh., *C. sylvatica* (L.) Hoffm. Вторично зарегистрирован 15 VII 1969 у оз. Боровского (кв. № 73—74, Боровское лесничество — Боровской лесхоз) — в березняке болотнопапоротниковом; южнее не встречается.

30. *Mnium punctatum* Hedw. Вид, широко распространенный в северном полушарии (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Ранее указан А. Г. Вороновым (1954) для долин блаков и саев близ совхоза «1-й Семилетки» Наурзумского района. Нашими сборами зарегистрирован 26 VII 1969 по выходам ключей в березовом колке у совхоза Дамдинского, т. е. приблизительно на 80 км южнее названного выше пункта.

Этот список видов, как и опубликованный ранее (Пугачев и Масюкова, 1969), свидетельствует, что флора островных сосновых и березовых лесов Кустанайской и Тургайской областей по наличию общих видов близка к флоре аналогичных лесов Урала и Западной Сибири, а также к флоре Казахстанского мелкосопочника. Исходя из этого можно предположить, что в геологическом прошлом (плиоцен-плейстоцен) Тургайская впадина представляла собой широкие ворота, через которые происходило распространение бореальной лесной флоры к югу. В современный период остатки этой флоры сохранились здесь только в сосновых и березовых лесах и по ключевым болотам.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И. (1925). Южная граница черноземных степей в Кустанайской губернии. Тр. Общ. изуч. Казахстана, 6. — Бардунов Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. — Богдан В. С. (1908). Раститель-

ность Тургайско-Уральского переселенческого района. — Васильев В. Н. (1969). Березы Урала. Тр. Инст. экол. раст. и животн. УФАН СССР, 69. — Верnandер Т. Б. (1938). Растительность степей и островных лесов Наурзумского района Казахстана. Землеведение, 40, 2. — Воронов А. Г. (1954). О бореальных элементах во флоре средней части Кустанайской области. Уч. зап. МГУ, 170. — Воронов А. Г. (1964). Ключевые болота Кустанайской области как убежища бореальной флоры. В сб.: Биогеографические очерки Кустанайской области. — Горелов Б. Б. (1938). Материалы к изучению растительности Наурзумского бора. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., 1. — Грибанов Л. Н. (1965). Сосновые леса Казахстана и биологические основы хозяйства в них. Автореф. докт. диссерт. — Грибанов Л. Н., И. А. Лагов, П. С. Чабан. (1970). Леса Казахстана. В кн.: Леса СССР, 5. — Демидовская Л. Ф. (1958). Березовые колочные леса Северного Казахстана и их типы. Тр. по лесн. хоз. Сибири, 4. — Демченко Л. А. (1961). Растительный покров Кустанайской области. В кн.: Материалы к флоре и растительности Казахстана. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 10. — Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. — Зелинский Ф. Ф. (1910). Растительность Кушмурунской волости Петропавловского уезда Акмолинской области. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колонизац. районов Азиатск. России, 2, 2. — Качалов А. А. (1970). Деревья и кустарники. Справочник. — Левицкий С. С. (1938). Материалы к изучению растительности Наурзумского бора. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., 1. — Павлов Н. В. (1925). Островные леса Тургайской области и некоторые вопросы их биологии. Изв. Главн. бот. сада, 24. — Павлов Н. В. (1928). Флора Центрального Казахстана, 1. — Природное районирование Северного Казахстана. (1960). — Пугачев П. Г. (1968). О флоре некоторых ассоциаций березовых колочных лесов Кустанайской области. В сб.: Биология и география. Изв. вузов Каз. ССР, 5. — Пугачев П. Г. (1969). К флоре крупнопапоротниково-разнотравных березовых лесов Кустанайской области. В сб.: Материалы по флоре и растит. Сев. Прикаспия, 4, 1. — Пугачев П. Г. и М. А. Масюкова. (1969). Новые виды растений для флоры Кустанайской области. Бот. ж., 54, 4. — Савич-Любицкая Л. И., З. Н. Смирнова. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. — Свистун Г. Ф. (1970). Изменчивость генеративных органов лиственницы Сукачева Южного Урала и связь ее с продуктивностью популяций. Лесоведение, 1. — Скалов Б. А. (1909). Описание средней части Тургайско-Уральского района. Изв. Переселенч. управл. — Федченко Б. А. и И. М. Крашенинников. (1910). Растения Тургайской области. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колонизац. районов Азиатск. России, 2, 7. — Флора Казахстана. (1956—1966).

Кустанайский педагогический институт. (Получено 16 III 1971).

УДК 581.4+581.8]581.43+581.446.2]582.572.7

И. Л. Крылова и Г. К. Шретер

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ *DIOSCOREA CAUCASICA* LIPSKY

С 8 рисунками

I. L. KRYLOVA AND G. K. SHRETER. ANATOMO-MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF UNDERGROUND ORGANS OF *DIOSCOREA CAUCASICA* LIPSKY

Корневища *Dioscorea caucasica* Lipsky гипогеогенные, моноподиальные. В их почках возобновления закладывается система побегов типа антокладия. Оси разных порядков расположены в пазухах чешуевидных предлистьев, выполняющих функцию почечных чешуй. Характерно сильное развитие вегетативной части антокладиев. Паренхимные клетки корневищ выполняют не только запасающую, но и механическую функцию. Для корней характерно раннее отмирание первичной коры и образование мощного механического кольца из элементов склеренхимы. Трахеальные элементы в корнях представлены сосудами примитивного строения, а в корневище — трахеидами с сильно ветвистыми заостренными окончаниями.

Dioscorea caucasica Lipsky имеет корневище, которое используется как сырье для получения препарата диоспонина (Соколова и др., 1961; Киченко, 1968). Виды сем. *Dioscoreaceae* распространены главным образом в тропиках Старого и Нового Света. Беркилл (Burkill, 1960) относит

D. caucasica Lipsky к секции *Stenophora*.[1] Эта секция, по его мнению, является одной из наиболее примитивных в роде *Dioscorea*. Большая часть относящихся к ней видов растет в Юго-Восточной Азии.

Dioscorea caucasica была описана В. И. Липским (1894) из окрестностей Нового Афона. Через 20 лет после находки Липского, на Балканском полуострове был найден другой, очень близкий к кавказской диоскорее вид, описанный под названием *D. balkanica* Kosan. Диоскорея балканская растет в Сербии, Албании и Черногории в нескольких изолированных местообитаниях на высоте от 600 до 1200 м над ур. м. в полосе грабинниковых, дубовых и буковых лесов (Lakužič, 1966). Характерна ее приуроченность к известнякам. Ареал диоскореи кавказской также мал: она растет в Западном Закавказье от бассейна р. Мзымты до окрестностей селения Цебельды на р. Кодори. В пределах ареала диоскорея кавказская распространена от уровня моря до 1600—1800 м над ур. м., т. е. почти до верхней границы леса. Чаще всего этот вид встречается в нижнем горном поясе, почти исключительно на карбонатных почвах, подстилаемых известняками. На южных и юго-восточных склонах диоскорея растет в наиболее сухих типах леса из *Quercus iberica* Stev. ex. M. B., *Carpinus caucasica* Grossh.,[2] *Pinus pithyusa* Strangw., в травяно-кустарничковом ярусе которых большую роль играют реликтовые средиземноморские виды — *Ruscus ponticus* Woronow, *Cotinus coggygria* Scop., *Brachypodium ruhestre* (Host) Roem. et Schult., *Sesleria anatolica* Deyl., *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautv. Диоскорея кавказская часто приурочена к выходам скал, щебнистым осыпям, зарослям послелесных кустарников и другим местообитаниям с несомкнутым или нарушенным травяным покровом.

Ареалы кавказской и балканской диоскорей представляют, видимо, участки некогда сплошного ареала. Характерна не только морфологическая близость этих видов, но сходство их эколого-ценотических характеристик.

По классификации И. Г. Серебрякова (1962), *D. caucasica* — многолетняя травянистая лиана с моноциклическими побегами. Мы изучали анатомическое и морфологическое строение ее подземных органов, которые служат сырьем для производства препарата диоспонина; кроме того, они представляют большой научный интерес, так как подземные органы жизненной формы лиан изучены очень слабо.

Материал был собран экспедицией Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (ВИЛР) на Кавказе в 1967 г. и частично на интродукционном питомнике ВИЛР. Анатомическое исследование провела Г. К. Шретер, морфологическое — И. Л. Крылова.

Корневища диоскореи кавказской гипогеогенные, узловатые, слабо разветвленные. Толщина их в природных местообитаниях обычно не превышает 2 см, длина сильно колеблется в зависимости от относительного возраста экземпляра. От корневища отходят длинные и сильно разветвленные придаточные корни. На апикальном конце корневища ежегодно образуется 1 или 2 побега; дистальный конец отмирает по мере нарастания корневища. На верхней поверхности корневища группами расположены остатки оснований стеблей и спящие почки. По числу этих групп можно определить относительный возраст корневищ дикорастущих экземпляров, так как за год обычно образуется одна группа. Максимальный отмеченный нами относительный возраст корневища — 39 лет. Средний относительный возраст в разных местообитаниях колеблется от 6.96 ± 0.15 лет до 21.1 ± 2.88 лет и в большой мере зависит от интенсивности эксплуатации массивов. Годичный прирост корневищ диоскореи в природе мал: по длине от составляет 1—2 см, по сырому весу колеблется от 1.1 ± 0.11 г до 8.7 ± 0.41 г.

---

[1] Кнут (Knuth, 1930) эту секцию называет *Macropoda* Uline.
[2] По А. А. Колаковскому (1961).

Корневища диоскореи (рис. 1) покрыты тонким слоем перидермы, за которой расположена кора, состоящая из мелких, вытянутых, лишенных крахмала клеток. Отдельные более крупные клетки коры содержат пучки рафид, ориентированные вдоль корневища.

Центральный цилиндр занимает бо́льшую часть корневища. Он состоит из паренхимных клеток, среди которых без особого порядка расположены проводящие пучки. Паренхимные клетки многоугольные (рис. 2), в них в большом количестве встречаются крахмальные зерна; форма их от эллипсоидальной до почти округлой, диаметр от 2 до 22 мк. Слоистость зерен концентрическая, слабо выраженная. В паренхимных

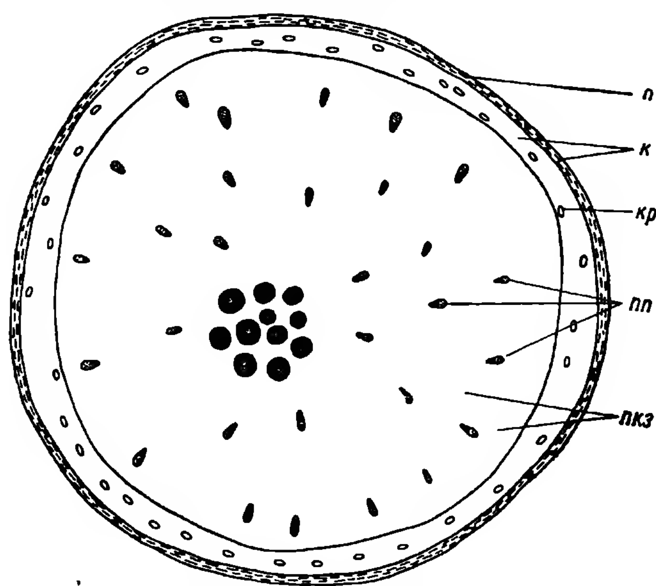


Рис. 1. Схема поперечного среза корневища *Dioscorea caucasica* Lipsky.

п — перидерма; *к* — кора; *кр* — клетки с рафидами; *пп* — проводящие пучки; *пкз* — паренхимные клетки с крахмальными зернами.

клетках обнаружены также мелкие капли жира, окрашивающиеся суданом III в оранжево-красный цвет. Корневища диоскореи кавказской очень прочные, однако нами не обнаружено в них механических тканей. Механическую функцию, вероятно, несут одревесневшие, с крупными порами, плотно прилегающие друг к другу (почти лишенные межклетников) паренхимные клетки. Таким образом, паренхимные клетки корневища диоскореи кавказской, очевидно, выполняют не только запасающую функцию (как клетки с живым протопластом и большим количеством крахмала и жира), но и механическую. Подобная широкая специализация паренхимных клеток, возможно, свидетельствует об особом пути эволюции некоторых тканей в корневищах диоскореи.

Проводящие пучки закрытые (рис. 3), коллатеральные или концентрические. По периферии центрального цилиндра расположены более мелкие коллатеральные пучки с ксилемой, обращенной к периферии корневища; в центральной части корневища пучки значительно крупнее, концентрические, с флоэмой, расположенной в центре. Изредка в центре корневища пучки сдвоенные. На 1 мм^2 поперечного среза корневища четырехлетних растений приходится в среднем 2.17 сосудистых пучка.

При исследовании мацерированного материала корневищ установлено, что в ксилеме пучков имеются крупные трахеиды в среднем 3508 мк длины и 59.3 мк в диаметре.[1] Трахеиды с сильно ветвистыми заострен-

[1] Здесь и далее приведены средние данные 30 измерений.

ными окончаниями. Эти разветвленные окончания имеются на обоих концах и занимают около половины всей длины трахеиды. Для трахеид характерны окаймленные поры (15—20 пор по ширине сосуда).

Молодые корни диоскореи (рис. 4) покрыты эпидермисом, несущим многочисленные корневые волоски. Клетки эпидермиса прямоугольные, вытянутые вдоль корня. За эпидермисом расположена мощная первичная кора, занимающая около $^2/_3$ поперечного сечения корня. Клетки коры представляют паренхиму с неодревесневшими стенками; наружные клетки более крупные, многоугольные, лишены межклетников, внутренние — округлые со сравнительно крупными треугольными межклетниками. Среди клеток коры, главным образом в наружных ее слоях, встречаются более крупные клетки с пучками рафид, ориентированными вдоль

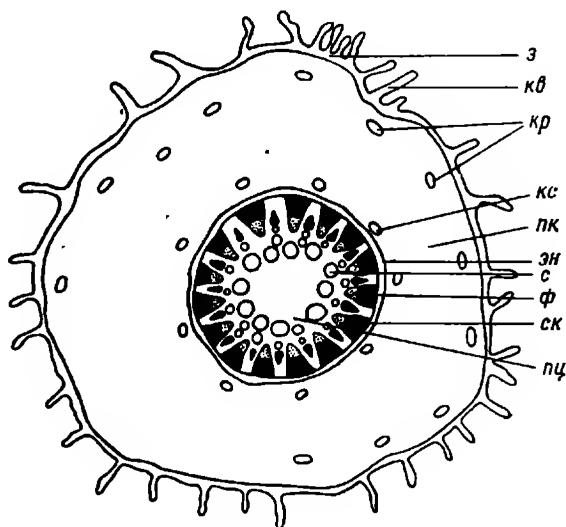


Рис. 4. Схема поперечного среза молодого корня *Dioscorea caucasica* Lipsky.

э — эпидермис; *кв* — корневые волоски; *кр* — клетки с рафидами; *кс* — клетки, содержащие слизь; *пк* — паренхима коры; *эн* — эндодерма; *с* — сосуды; *ф* — флоэма; *ск* — склеренхима; *пц* — паренхима центрального цилиндра.

корня, и крупные клетки, содержащие слизь. Крахмал, как правило, в клетках паренхимы коры отсутствует. Эндодерма хорошо выражена. В центральном цилиндре насчитывается до 15 сосудистых групп. Элементы ксилемы тонкостенные, со спиральными утолщениями или пористые, с многочисленными простыми порами. Участки ксилемы чередуются с флоэмой. К периферии от проводящих элементов расположены участки рано одревесневающей склеренхимы.

На старых корнях первичная кора отмирает и слущивается. Клетки эндодермы утолщаются и одревесневают. Отдельные участки склеренхимы сливаются между собой, образуя сплошное механическое кольцо (рис. 5). Элементы склеренхимы толстостенные, очень длинные, с хорошо заметными поровыми каналами. Ксилема и паренхима одревесневают. В старых корнях лишь небольшие участки флоэмы состоят из клеток, стенки которых не дают реакции на одревеснение. Наличие одревесневших элементов придает старым корням диоскореи очень большую прочность.

При исследовании мацерированного материала ксилемы придаточных корней обнаружены сосуды. Членики сосудов длинные — в среднем 2300 мк длины и 57 мк в диаметре; перфорации расположены на бо-

ковой сильно скошенной стенке. Перфорации лестничные, имеющие от 30 до 95 перекладин, часто к концам члеников перфорационная пластинка становится сетчатой.

Таким образом, наиболее характерные и своеобразные черты анатомического строения подземных органов диоскореи — отсутствие межклетников, утолщение и одревеснение клеточных стенок паренхимы в корневище и центральном цилиндре корня, а также наличие трахеид в корневищах и сосудов примитивного строения в придаточных корнях.

Особый интерес с филогенетической точки зрения представляют трахеальные элементы корней и корневищ диоскореи кавказской. В литературе, содержащей данные о типах сосудов в различных органах однодольных, род *Dioscorea* относится к группе растений, у которых во всех органах присутствуют лишь сосуды (Cheadle, 1942; Cheadle, Tucker, 1959; Тахтаджян, 1966, и др.). Наличие трахеид в корневищах диоскореи кавказской дает дополнительный материал для построения системы сем. *Dioscoreaceae.*

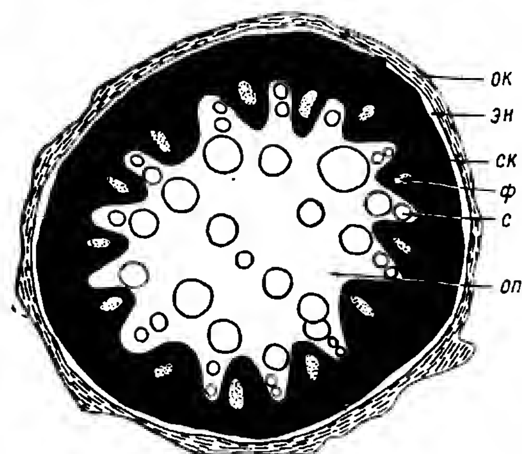


Рис. 5. Схема поперечного среза старого корня *Dioscorea caucasica* Lipsky.

ок — остатки отмершей коры; эн — эндодерма; ск — склеренхима; ф — флоэма; с — сосуды; оп — одревесневшая паренхима.

По мнению Беркилла (1960), подземные органы диоскорей секции *Stenophora* представляют собой один из начальных этапов эволюции вегетативных органов в пределах семейства, приведшей к образованию специализированных однолетних и многолетних клубней стеблевого происхождения. Гебель (Goebel, 1928) считает корневища диоскорей из этой секции симподиальными корневищами с обычным характером органообразования.

По нашим наблюдениям, корневища диоскореи кавказской имеют своеобразные черты строения. Нарастание корневищ происходит моноподиально — верхушечная почка все время остается вегетативной. В пазухах слабо развитых чешуевидных листьев закладываются группы побегов и почек особого строения. Описание таких групп побегов и почек на корневищах *D. glauca* Muhl. и *D. nipponica* Makino приводит Беркилл (1960), однако морфологической интерпретации их он не дает. По нашему мнению, каждая такая группа представляет собой антокладий по терминологии Гебеля (1931). Поскольку в русской морфологической литературе этот термин не распространен, мы позволим себе несколько подробнее объяснить его. По Гебелю, антокладий — это система побегов, характеризующаяся закономерным чередованием вегетативных и генеративных органов. Вегетативная часть его представлена чешуевидными и обязательно зелеными ассимилирующими листьями, генеративная — цветками или соцветиями, нормально развитыми, недоразвитыми или метаморфизированными. Степень развития вегетативной и генеративной сферы может быть различной. При подавлении генеративной сферы, когда зачатки генеративных органов закладываются, но недоразвиваются, система симподиальных побегов может выглядеть как обычный моноподиальный побег. При подавлении вегетативной сферы, когда вместо срединных ассимилирующих листьев развиваются только верховые листья, антокладий превращается в обычное соцветие. Антокладии чаще всего образуются в верхней части растения; нижняя, чисто вегетативная часть (Unterbau, по Гебелю) может быть развита достаточно хорошо, или представлена лишь укороченным побегом с розеткой листьев, или же

выражена лишь у ювенильных экземпляров. У диоскореи кавказской эта вегетативная часть (Unterbau) представлена корневищем.

Как уже сказано выше, на корневище закладываются антокладии. Каждый антокладий состоит из системы симподиальных побегов нескольких порядков и соответствующих им предлистьев, причем ось следующего порядка развивается в пазухе предлиста оси предыдущего порядка (рис. 6).

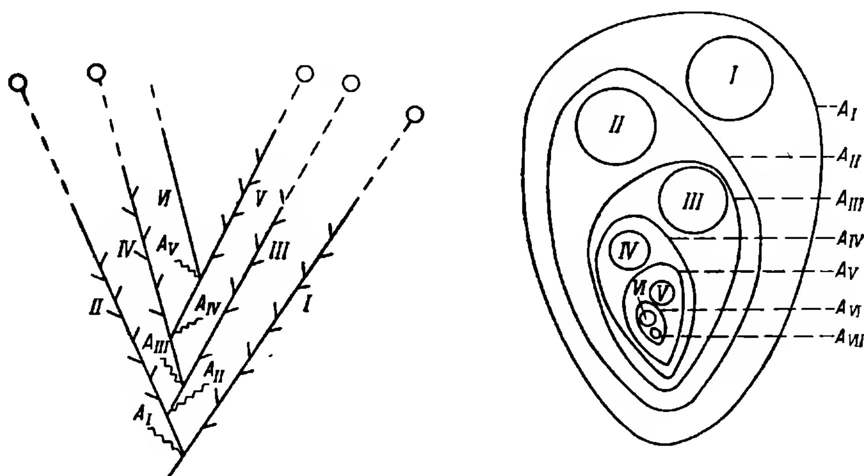


Рис. 6. Схема строения антокладия на корневище *Dioscorea caucasica* Lipsky.

I—VI — оси разных порядков; A_{I}—A_{VII} — предлистья осей соответствующих порядков.

При морфологическом анализе почек мы насчитали в них до семи порядков осей. Предлист оси I порядка охватывает всю почку, образуя замкнутый колпачок. Предлистья осей последующих порядков соответственно покрывают свою ось и зачатки осей более высоких порядков (рис. 6, 7). Таким образом, зачатки осей более высоких порядков надежно защищены от неблагоприятных воздействий несколькими замкнутыми предлистьями, выполняющими функцию почечных чешуй. Предлистья,

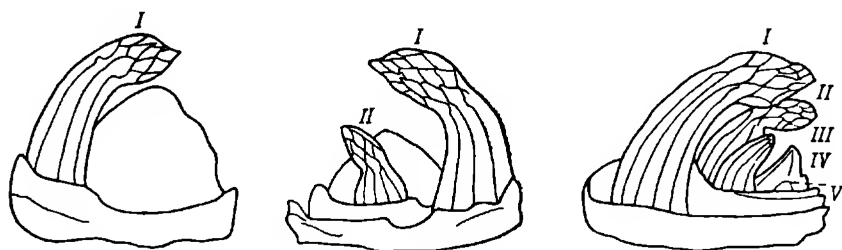


Рис. 7. Строение антокладия. Предлистья, покрывающие почку, последовательно удалены.

Обозначения те же, что на рис. 6.

функционирующие как почечные чешуи, — особенность антокладиев диоскореи. Другая их особенность — сильное развитие вегетативной части: от предлиста до генеративной части побега образуется около 20 ассимилирующих листьев. Зачатки осей I, II, а иногда и III порядка уже в почке целиком сформированы, включая зачатки соцветий. По выходе из почки происходит лишь рост, а не новообразование элементов побега. На Кавказе у диоскореи за вегетационный период выходят из почки и развиваются лишь ось I и иногда II порядка. Остальные остаются в почке и обеспечивают регенерацию в случае гибели надземных побегов.

В более благоприятных условиях развития — в культуре — образуется значительно больше побегов и развиваются оси более высоких порядков.

Таким образом, в строении корневищ диоскореи кавказской наблюдаются черты высокой специализации: заложение в почках системы генеративных побегов с предлистьями, выполняющими функции почечных чешуй. Особенность антокладиев диоскореи — сильное развитие вегетативной части и использование осей более высоких порядков как резерва, обеспечивающего процессы регенерации при гибели части побегов.

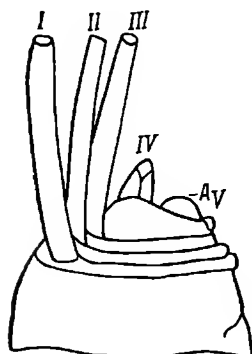


Рис. 8. Антокладий на однолетнем корневище (экземпляр из культуры).

Обозначения те же, что на рис. 6.

По нашим наблюдениям, у *D. nipponica* также образуютсп антокладни. Судя по рисункам, приводимым Беркиллом (1960), это же явление наблюдается и у *D. glauca*.

Итак, корневища у видов секции *Stenophora* нельзя рассматривать как примитивные органы, из которых в ходе эволюции выработались более специализированные — клубни (Burkill, 1960). Вероятно, в пределах рода было несколько линий эволюции вегетативных органов, завершающими этапами которых стали различные типы клубней и специализированные корневища. В процессе эволюции происходило приспособление к условиям недостаточного или периодического увлажнения. В результате образовались клубни, служащие для запасания не только питательных веществ, но и воды (Goebel, 1928), и корневища с системой побегов, надежно укрытых в почке, обеспечивающих продолжительное развитие в благоприятных условиях и регенерацию в неблагоприятных.

Одним из доказательств глубокой специализации корневищ диоскореи служит раннее образование антокладиев в онтогенезе: даже у ювенильных растений побеги развиваются по этому типу (рис. 8).

Как сказано выше, в культуре образуется значительно больше побегов и развиваются оси более высоких порядков.

При этом сильно меняется морфология корневищ: главная ось ветвится, корневище разрастается радиально за счет боковых побегов, оно «становится компактным и клубневидным, располагаясь почти непосредственно на поверхности почвы» (Киченко, 1968 : 550).

О том, что условия культуры для диоскореи кавказской значительно благоприятнее природных, можно судить по резкому увеличению годичного прироста ее корневищ. В культуре ежегодный прирост одного экземпляра составляет 74—347 г сухого веса (вычислено по данным, приводимым Киченко, 1968), в то время как в природе ежегодный прирост не превышает 9 г сырого веса, т. е. около 4 г сухого веса.

Таким образом, можно предположить, что форма корневищ диоскореи кавказской в природе в значительной степени определяется неблагоприятными эколого-ценотическими условиями и ее низкой конкурентной способностью. Форма эта модификационная, наследственно не закреплена.

ЛИТЕРАТУРА

Киченко В. И. (1968). Интродукция диоскореи кавказской в Подмосковье. Растит. ресурсы, IV, 4. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды, 10 (XVIII). — Липский В. И. (1894). *Dioscorea caucasica* sp. nova. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., XIII, 1, 2. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология. — Серебряков И. Г. и Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, сер. биол., LXX, 2. — Соколова Л. Н., В. И. Киченко, Б. К. Ростоцкий, Г. П. Губина. (1961). Диоскорея — новое лекарственное средство для лечения больных атеросклерозом. Мед. промышл., VII, 43. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Burkill J. H. (1960). The organography and evolution of *Dioscoreaceae*. J. Linn. Soc. Bot., 56. — Cheadle V. I. (1942). The occu-

rence and types of vessels in the various organs of the plants in the *Monocotyledoneae.* Amer. J. Bot., XXIX, 4. — Cheadle V. I., J. M. Tucker. (1959). Vessels and phylogeny of *Monocotyledoneae.* Recent Advances Bot., I, Montreal. — Goebel K. (1928). Organographie der Pflanzen. T. I. — Goebel K. (1931). Blutenbildung und Sprossgestaltung. — Knuth R. (1930). *Dioscoreaceae.* In Engler: Die natürlichen Pflanzenfamilien, XVa. — Lakužič R. (1966). Einige Resultate okologischer Untersuchungen an der Art *Dioscorea balkanica* Kosaniн. Angew. Pflanzensoziol., 18—19.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
Московская область.

(Получено 12 V 1969).

УДК 547.916 : 581.821.1 : 582.542.1

И. М. Кравкина

МОРФОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ПОВЕРХНОСТИ КУТИКУЛЫ *AGROPYRON REPENS* (L.) BEAUV.

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

I. M. KRAVKINA. MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF WAX DEPOSITS ON THE SURFACE OF CUTICLE IN *AGROPYRON REPENS* (L.) BEAUV.

Проведено электронномикроскопическое исследование поверхности эпидермиса надземных частей *Agropyron repens.* Восковые отложения на поверхности кутикулы изучаемого объекта существенно различаются по плотности расположения и характеру строения. Поверхность листовой пластинки над клетками мезофилла имеет довольно плотное восковое покрытие. Центральные части жилок и края листовой пластинки в значительной степени лишены восковых отложений. Над антиклинальными стенками, на определенных частях замыкающих клеток устьиц, на волосках и частях эпидермальных клеток, примыкающих к волоску, восковой покров очень незначительный, а в большинстве случаев совершенно отсутствует. Листовое влагалище покрыто воском менее плотно, и форма восковых отложений на его наружной поверхности заметно отличается от формы отложений листовой пластинки. Стебель имеет плотно расположенные восковые отложения, близкие по форме к восковым покрытиям листового влагалища. На наружной и внутренней поверхностях цветковой чешуи восковой покров практически отсутствует.

Приведенные данные, а также анализ литературы по кутикулярной транспирации и проницаемости дают возможность предположить, что большей проницаемостью обладают участки поверхности, имеющие небольшое количество восковых отложений или полностью лишенные их.

Поверхность надземных частей растения покрыта восковым налетом, который во многом определяет проницаемость кутикулярного покрова. Форма, размеры и плотность восковых отложений, расположенных на различных частях растения, могут существенно различаться (Juniper, 1959; Hall a. Donaldson, 1963; Troughton a. Hall, 1967). Однако морфология и распределение восковых отложений на поверхности растения в целом изучены недостаточно. Насколько нам известно, только в одной работе (Troughton a. Hall, 1967) проведено электронномикроскопическое исследование восковых покрытий на поверхности всех надземных частей пшеницы. Но Трутон и Холл не обращали внимания на распределение восковых отложений в пределах органов и отдельных клеток.

В настоящей работе приводятся данные по морфологии и топографии восковых отложений *Agropyron repens*, позволяющие в известной мере судить о проницаемости и смачиваемости различных участков поверхности растения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования был взят *Agropyron repens*, выросший в открытом грунте. Основное внимание уделялось изучению сформировавшихся органов. Листовая пластинка рассматривалась в верхней (1.5 см от конца), средней и нижней (1.5 см от основания) частях. Эти же участки брались у влагалища листа. Цветковая чешуя исследовалась лишь в средней части. У стебля была взята средняя часть междоузлия. Все органы растения, за исключением стебля, рассматривались как с абаксиальной, так и с адаксиальной поверхности. Восковое покрытие листа изучалось и в процессе его развития. Для этого были условно выделены 5 стадий: 1) листовая пластинка длиной 1 см, 2) листовая пластинка длиной 2—3 см, 3) листовая пластинка длиной 4—5 см, 4) листовая пластинка длиной 6—8 см, 5) полностью сформировавшаяся листовая пластинка длиной 9—11 см.

Исследование поверхности эпидермиса производилось методом реплик на электронном микроскопе просвечивающего типа с разрешающей способностью 30 Å при увеличениях 3—10 тысяч раз. Метод реплик подробно описан ранее (Кравкина и Мирославов, 1969). Фотография 1 в табл. I сделана японскими специалистами на растровом электронном микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зрелый лист

Центральная часть адаксиальной поверхности зрелого листа имеет восковое покрытие, состоящее в основном из коротких палочкообразных отложений с некоторой долей пластинчатых отложений (табл. I, *2*, см. вклейку). Над клетками мезофилла покрытие достаточно плотное и равномерное (табл. I, *2*). По краям листовой пластинки восковые отложения значительно более редкие, а на отдельных участках полностью отсутствуют (табл. I, *4*). При этом на краях листовой пластинки преобладают отложения пластинчатой формы (табл. I, *4*). Кроме того, здесь наблюдаются участки, приподнятые над поверхностью в виде цепи бугорков, которые располагаются, по-видимому, над антиклинальными стенками. В ряде случаев на краях листовой пластинки наблюдались электронноплотные образования округлой формы диаметром 100 Å. Особенно хорошо эти структуры выявлялись на ранних стадиях развития листа (табл. IV, *5*, см. вклейку). По-видимому, они представляют собой углубление или отверстия в кутикуле. Волоски почти лишены восковых покрытий. На их поверхности наблюдаются отдельные редкие и обособленные отложения. В большинстве случаев воск отсутствует и на частях клеток, прилегающих к волоску (табл. IV, *6*). Необходимо также отметить, что при очень плотных восковых отложениях на поверхности листовой пластинки отчетливо заметны узкие полосы со значительно более редким покрытием (табл. I, *2*; табл. IV, *3*, *4*); в большинстве случаев к ним примыкают полосы плотных восковых отложений. При сопоставлении расположения этих полос с общей картиной строения эпидермиса было сделано заключение, что участки с более редкими отложениями находятся над продольными стенками клеток эпидермиса, идущим параллельно жилке. Относительно поперечных антиклинальных стенок с такой же уверенностью этого сказать нельзя; хотя в нескольких случаях подобные картины наблюдались и здесь, но полосы разрежения были намного у́же и выявлялись менее отчетливо. В большинстве случаев при рассмотрении устьиц было замечено, что части расширенных концов замыкающих клеток, расположенные ближе к устьичной щели, не покрыты воском или имеют очень редкие восковые отложения (табл. II, см. вклейку). Причем эти части замыкающих клеток часто приподняты над поверхностью листовой пластинки и имеют описанные выше небольшие углубления или отверстия (табл. II). Околоустьичные клетки обла-

дают более плотным восковым покрытием, чем замыкающие клетки устьица. Восковые отложения на околоустьичных клетках такие же, как и на обычных клетках эпидермиса, расположенных над мезофиллом (табл. II). И только на границах сопутствующих клеток с обычными клетками эпидермиса заметно некоторое разрежение восковых отложений (табл. II). Распределение восковых отложений на абаксиальной поверхности не имеет существенных отличий. Описанные здесь различия в плотности распределения воска проявляются на абаксиальной поверхности еще отчетливее, так как восковой налет здесь более плотный. При этом восковые отложения абаксиальной поверхности листа имеют такую же форму, как на адаксиальной поверхности, но здесь чаще встречаются отложения пластинчатых и пальцевидных очертаний (табл. I, *3*). Кроме того, на абаксиальной поверхности выявляются участки в виде узких полос, по длине которых укладываются одна-две клетки эпидермиса, а их ширина соответствует чаще всего ширине разрежения в восковом покрове над антиклинальными стенками (табл. I, *3*). Такие участки восковой поверхности имеют лишь незначительные отложения воска или вообще лишены их. При этом их поверхности могут быть как ровными и гладкими, так и шероховатыми и бугристыми. На поверхности листа в большинстве случаев эти образования располагаются параллельно жилкам, реже под углом 60—90° к ним. Связать расположение этих образований со структурой клеток эпидермиса, находящихся под ними, пока не удалось.

Верхняя часть листовой пластинки имеет более редкое восковое покрытие, что особенно отчетливо заметно на абаксиальной поверхности листа (табл. III, *1*, см. вклейку). При этом характер распределения и форма восковых отложений такие же, как и в центральной части листовой пластинки.

Основание абаксиальной поверхности по характеру восковых отложений ничем существенно не отличается от поверхности центральной части листовой пластинки. На адаксиальной же поверхности значительные участки имеют несколько менее плотные покрытия.

Влагалище листа

Восковые отложения абаксиальной поверхности влагалища листа имеют иную форму, чем отложения листовой пластинки. Они представляют собой довольно крупные палочкообразные образования, заканчивающиеся округлыми расширениями. Восковое покрытие абаксиальной поверхности влагалища менее плотное, чем у листовой пластинки зрелого листа. Отложения часто располагаются полосами (табл. III, *5*, *6*). Можно предположить, что более редкие отложения находятся над жилками, при этом именно здесь видны восковые отложения округлых очертаний. Подобные отложения наблюдаются и на других участках поверхности листового влагалища. На адаксиальной поверхности влагалища листа воск почти полностью отсутствует (табл. III, *3*) и лишь иногда наблюдаются отдельные восковые отложения (табл. III, *4*). Поверхность кутикулы складчатая, морщинистая (табл. III, *3*). В верхней части адаксиальная поверхность влагалища листа покрыта сплошной сетью восковых отложений.

Стебель

На поверхности стебля чередуются участки с густо расположенными палочкообразными восковыми отложениями (табл. III, *2*), подобными отложениям на влагалище, и участки, свободные от воска. Отложения на поверхности стебля более мощные, чем на наружной поверхности влагалища листа.

Цветковая чешуя

Наружная и внутренняя поверхности цветковой чешуи в период цветения не имеют воскового покрытия (табл. IV, *1*), за исключением одиночных восковых отложений, чаще встречающихся на наружной поверхности. На обеих поверхностях чешуйки отчетливо видны контуры парных клеток. Часто парные клетки сопровождаются образованиями (табл. IV, *2*), наблюдавшимися нами у чешуй бамбука и названными микробугорками (Кравкина и Мирославов, 1969). Такие же микробугорки наблюдаются иногда вдоль границ клеток над антиклинальными стенками. Находящиеся на обеих сторонах чешуйки устьица почти всегда имеют на концах устьичной щели электронноплотные образования (табл. IV, *1*).

Развитие отложений воска

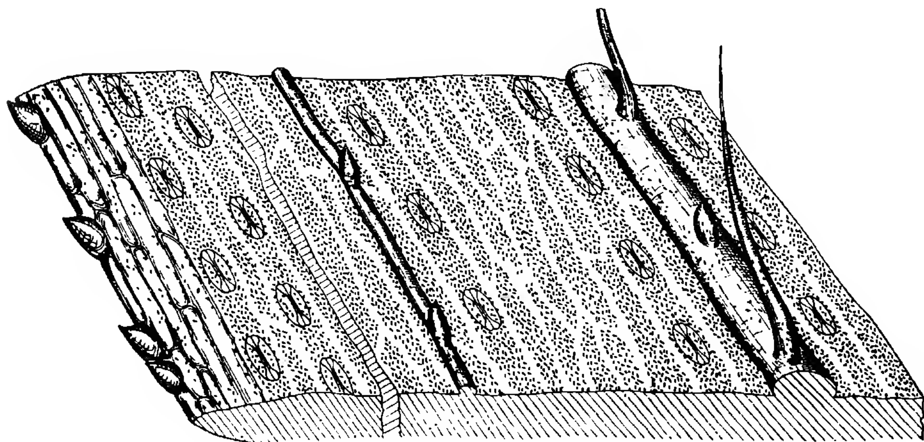
Восковые отложения наблюдаются на поверхности листовой пластинки на очень ранних стадиях ее развития. Так, на абаксиальной поверхности листа длиной 1 см, находящегося в трубке, имеется восковой покров. Он представляет собой отложения довольно редкие и мелкие, имеющие форму коротких палочек. По мере роста и развития листа восковые отложения разрастаются, укрупняются и начинают перекрывать друг друга (табл. IV, *4*). У листа длиной 2—3 см, который также находился еще в трубке, удалось наблюдать картину расположения воска более детально. Восковые отложения над клетками мезофилла довольно плотные, волоски полностью лишены восковых отложений, отчетливо заметно, что над жилками и антиклинальными стенками покрытие менее плотное (табл. IV, *3*). На краях листовой пластинки и на поверхностях волосков, лишенных воскового налета, в ряде случаев наблюдались мелкие темные точки, вероятно, представляющие собой углубления или отверстия (табл. IV, *5*, *6*). У зрелого листа в период созревания зерновок восковой налет, особенно на адаксиальной поверхности, теряет свои четкие очертания, но общая картина распределения воска сохраняется (табл. IV, *4*).

Таким образом, по мере роста и развития листовой пластинки восковые отложения укрупняются и разрастаются, восковой покров становится значительно более плотным, появляются незначительные отложения воска на волосках. В общей картине распределения восковых отложений существенных изменений не происходит.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восковые отложения на поверхности кутикулы *Agropyron repens* существенно различаются по плотности расположения и характеру строения. Так, листовая пластинка в целом имеет достаточно плотное восковое покрытие на адаксиальной и абаксиальной поверхностях. Листовое влагалище покрыто воском менее плотно, и форма восковых отложений на его наружной поверхности заметно отличается от формы отложений листовой пластинки. Стебель имеет плотно расположенные восковые отложения, близкие по форме к восковым покрытиям листового влагалища. На наружной и внутренней поверхностях цветковой чешуи восковой покров практически отсутствует. Значительные различия проявляются и в пределах органа. Детальное рассмотрение поверхности листовой пластинки показывает, что только над клетками мезофилла имеется довольно плотное восковое покрытие. Центральные же части жилок и края листовой пластинки в значительной степени лишены восковых отложений. Над антиклинальными стенками, на определенных частях замыкающих клеток устьиц, на волосках и частях эпидермальных клеток, примыкающих к волоску, восковой покров очень незначительный, а в большинстве случаев совершенно отсутствует. Сказанное выше иллюстрирует рисунок.

Как известно, восковой налет является весьма существенным барьером, препятствующим передвижению воды и других веществ через кутикулярный покров (Hall a. Jones, 1961; Chambers a. Possingham, 1963; Grucarevic a. Radler, 1967; Possingham и др., 1967; Denna, 1970). Следовательно, участки кутикулы с редко расположенными восковыми отложениями должны быть наиболее проницаемыми. Сопоставление полученных нами результатов с данными о проницаемости кутикулярного покрова подтверждает это предположение. Так, кутикула, находящаяся над антиклинальными стенками, обладает повышенной проницаемостью. Об этом свидетельствует интенсивная кутикулярная транспирация, наблюдающаяся над антиклинальными стенками (Bancher и др., 1960; Fröschel, 1963; Yamada и др., 1966; Schönherr a. Bukovac, 1970). Кроме того, здесь могут выделяться капли жидкости с растворенными в ней веществами.



Схематическое изображение участка поверхности листа *Agropyron repens*.

Такая картина, в частности, обнаруживается у чешуй лука, покрытого тонким слоем парафинового масла (Bancher и др., 1960). Около антиклинальных стенок локализованы главным образом и так называемые эктодесмы, которые, как показано в настоящее время, не являются протоплазматическими образованиями. Окрашенные тяжи, называемые эктодесмами, обнаруживаются вследствие того, что в кутикуле существуют наиболее проницаемые участки, через которые проникает краситель и в этих местах окрашивает оболочку (Schönherr a. Bukovac, 1970; Мирославов, 1971). Многочисленные «эктодесмы» выявляются и у волосков (Franke, 1961б), поверхность которых почти полностью лишена восковых отложений. Высокая проницаемость кутикулярного покрова волосков показана и с помощью других методов (Штруггер, 1953). Повышенная проницаемость кутикулы наблюдается над жилками и у устьиц (Franke, 1960, 1961а, 1964, 1967; Yamada и др., 1966; Grucarevic a. Radler, 1967; Schönherr a. Bukovac, 1970), которые также характеризуются интенсивной кутикулярной транспирацией и имеют редко расположенные восковые отложения.

Таким образом, определенные участки кутикулы обнаруживают более высокую проницаемость; причем именно эти места поверхности растения имеют небольшое количество восковых отложений или полностью лишены их.

Приношу глубокую благодарность Е. А. Мирославову и Ю. В. Гамалею за помощь, оказанную при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Кравкина И. М. и Е. А. Мирославов. (1969). Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса некоторых злаков. Бот. ж., 54, 9. — Мирославов Е. А. (1971). О природе так называемых эктодесм. Бот. ж., 56, 10. — Штруг-

г е р З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. — Bancher E., J. Hölzl u. J. Klima. (1960). Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutiknla der Zwiebelschuppe von *Allium cepa*. Protoplasma, 52, 2. — Chambers T. C. a. J. V. Possingham. (1963). Studies of the fine structure of the wax layer of sultana grapes. Austral. J. Biol. Sci., 16, 4. — Denna D. W. (1970). Transpiration and the waxy bloom in *Brassica oleracea* L. Austral. J. Biol. Sci., 23, 1. — Franke W. (1960). Über Beziehnngen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. Planta, 55, 4. — Franke W. (1961a). Tröpfchenausscheidung und Ektodesmenverteilung in Zwiebelschuppenepidermen, ein Beitrag zur Frage der Ektodesmenfunktion. Planta, 57, 3. — Franke W. (1961б). Ectodesmata and foliar absorption. Amer. J. Bot., 48, 8. — Franke W. (1964). Über die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. Planta, 61, 1. — Franke W. (1967). Mechanisms of foliar penetration of solutions. Ann. Rev. Plant Physiol., 18. — Fröschel P. (1963). Neue Beobachtungen an Epidermen mit Hilfe der Gelatineabbildungsmethode, Zngleich ein Beitrag zum Problem der Ektodesmen. Proc. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap., Ser. C, 66, 3. — Grucarevic M. a. F. Radler. (1967). The effect of wax components on cuticular transpiration. Planta, 75, 1. — Hall D. M. a. L. A. Donaldson. (1963). The ultrastructure of wax deposits on plant leaf surfaces. J. Ultrastruct. Res., 9, 3. — Hall D. M. a. R. L. Jones. (1961). Physiological significance of surface wax on leaves. Nature, 191, 95. — Juniper B. E. (1959). The surfaces at plants. Endeavour, 18, 69. — Possingham J. V., T. C. Chambers, F. Radler a. M. Grucarevic. (1967). Cuticular transpiration and wax structure and composition of leaves and fruit of *Vitis vinifera*. Austral. J. Biol. Sci., 20, 6. — Schönherr J. a. M. J. Bukovac. (1970). Preferential polar pathways in the cuticle and their relationship to ectodesmata. Planta, 92, 3. — Troughton J. H. a. D. M. Hall. (1967). Extracuticular wax and contact angle measurements on wheat. Austral. J. Biol. Sci., 20, 3. — Yamada Y., H. P. Pasmussen, M. J. Bukovac a. S. H. Wittwer. (1966). Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VII 1971).

УДК 581.46 : 576.1 : 582.623.2

Е. Т. Малютина

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALIX* L. И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ ЭВОЛЮЦИИ [1]

С 3 рисунками

E. T. MALIUTINA. ON THE MORPHOLOGICAL NATURE OF FLOWER PARTS IN SOME SPECIES OF GENUS *SALIX* AND POSSIBLE WAYS OF THEIR EVOLUTION

У некоторых видов *Salix* L. описаны цветки, у которых в образовании завязи принимает участие не 2, как обычно, а большее число плодолистиков (3—6). Приводятся данные, подтверждающие возможность формирования у ив апокарпного гинецея.

Наличие описанных явлений у *Salix cinerea* L. и *S. triandra* L. var. *quadrivalvis* E. Maliut. et K. Maliut. var. nova позволили автору высказать предположение, что исходным типом у ив был апокарпный гинецей и что эволюция цветков в роде *Salix* шла по пути редукции числа плодолистиков и семяпочек и высокой специализации частей цветка; очевидно, это было связано с энтомофилией и разделением полов.

Для рода *Salix* L. характерна завязь, состоящая из 2 плодолистиков. Однако встречаются особи, у которых наряду с пестичными цветками, завязь которых состоит из 2 плодолистиков, имеются цветки с завязью, образованной меньшим или большим числом плодолистиков — одним или

---

[1] Материалы, изложенные в этой статье, доложены на заседании секции ботаники Московского общества испытателей природы 3 II 1971.

3—6. С такими цветками мы встретились при исследовании ив бассейна р. Суры.

В мае 1968 г. в окрестностях г. Саранска в неглубокой сырой лощине среди типичных мужских и женских экземпляров *Salix triandra* L. была найдена любопытная разновидность[1] с четырехстворчатой коробочкой и густо олиственными побегами, свисающими почти до земли под тяжестью крупных, многоцветковых сережек.

Внешне этот кустарник 2.5—3 м высотой, очень резко выделяется своими толстыми, ребристыми, зеленовато-серыми или буроватыми, очень хрупкими в сочленениях побегами, толстыми (до 2—3 мм ширины) тупыми почками и мелкими, эллиптическими или почти обратнояйцевидными листьями. Зацветает данная разновидность на 3—7 дней позднее растущих здесь же обычных особей этого же вида.

Особо интересны и своеобразны у этой ивы ее соцветия и цветки. Многочисленные, очень плотные, цилиндрической формы женские сережки сидят на длинных (до 25—40 мм) ножках, несущих по 7—13 (вместо обычных 3—6) листьев с прилистниками, которые по своим размерам и форме почти не отличаются от листьев и прилистников вегетативных побегов (рис. 1, *1*). Прилистники полупочковидной или косояйцевидной формы, с железистыми зубчиками по краю и многочисленными железками в основании. Таких прилистников на ножках сережек не имеет ни одна из присурских ив, в том числе и типичная *Salix triandra*. В верхней части олиственной ножки соцветия иногда может быть отмечен переход листьев в прицветные чешуи; листовая пластинка при этом уменьшается в размерах, теряет зубчатость, плотную структуру и зеленую окраску и приобретает желтовато-зеленоватый оттенок, пленчатое строение и опушение (рис. 1, *2*, *л*). Этот видоизмененный лист по своей форме, размерам и плотности уже больше похожий на прицветную чешуйку, в дальнейшем срастается с одним (рис. 1, *3*), или с двумя прилистниками и в результате срастания получается 3-лопастная пластинка (рис. 1, *4*). Средняя, более длинная лопасть ее цельнокрайняя, пленчатая, желтоватая и опушенная, как типичный прицветник ивы трехтычинковой, а боковые, более короткие лопасти еще сохраняют зубчики, железки по краю и зеленую окраску. Эта видоизменившаяся 3-лопастная пластинка может редуцироваться еще больше, утрачивать лопастное и зубчатое строение и приобретать все черты, характерные для прицветных чешуй. Более стойкими оказываются железки, которые иногда можно встретить даже на прицветниках первых цветков, взятых из самого основания сережки (рис. 1, *6*). Нормальные прицветные чешуйки у таких особей широкоовальной, почти округлой формы, одноцветные, желтоватые, со слабым опушением лишь в средней и нижней части.

Постепенная редукция и преобразование листьев и прилистников на оси сережки в прицветные чешуи говорит о листовой природе последних и о несомненной принадлежности прицветных чешуй не к оси цветка (Fischer, 1928), а к оси сережки (Федоров, 1949; Скворцов, 1968).

Не менее любопытны и цветки у этой ивы. Их завязь состоит не из 2, как обычно, а из 4, реже 3 плодолистиков, на парпэтальных плацентах которых располагаются по 30—40 и более семяпочек (рис. 2, *3*, *8*, *9*). Завязь имеет сидячие 6—8-лопастные зеленоватые или красноватые рыльца. В самой нижней части сережки, кроме нормально развитого пестика, с двух или только с одной его стороны нередко встречаются листоподобные образования, напоминающие недоразвитую завязь с ясно выраженным столбиком, двулопастным рыльцем и ножкой (рис. 1, *6*—*9*). Иногда подобные плодолистики заворачиваются внутрь своими краями и срастаются, либо соприкасаются с ножками и нижними частями завязи нормального женского цветка и срастаются с последними, но чаще они

---

[1] *Salix triandra* L. var. *quadrivalvis* E. Maliutina et K. Maliutin var. nova. A. formis communibus *S. triandrae* capsula quadrivalvi distinguitur. Typus: Prope urbem Saransk; 21 V 1968. E. Maliutina. MHA. LE.

Рис. 1. Преобразование листьев и прилистников в прицветные чешуи и формирование завязи из 4—6 плодолистиков у *Salix triandra* L. var. *quadrivalvis* E. Maliut. et K. Maliut. var. nova.

1 — женская сережка с олиственной ножкой; *2* — часть оси сережки: видоизмененный лист (*л*) с 2 прилистниками (*прл*), выше на оси видоизмененный чешуевидный лист (*чшл*) без прилистников, с сохранившимися железками (*ж*); *3* — видоизмененный чешуевидный лист (*чшл*) с приросшим и свободным прилистниками; *4* — редуцированная до чешуйки пластинка листа (*чшл*), сросшаяся с 2 прилистниками; *5* — последняя стадия редукции листа и прилистников и преобразование их в прицветную чешуйку; *6* — женский цветок из нижней части сережки, с прицветной чешуйкой (*прчш*), сохранившей железки, с недоразвитыми плодолистиками (*пл*); *7—9* — женские цветки с 1 или 2 недоразвитыми плодолистиками с боков; *10*, *11* — часть женского цветка с абаксиальным нектарником ($н_2$) и нормальной прицветной чешуйкой; *12* — женский цветок с завязью, состоящей из 6 плодолистиков; *зв* — завязь, $н_1$ — адаксиальный нектарник, $н_2$ — абаксиальный нектарник, *нзв* — ножка завязи, *рлц* — рыльце, *ст* — столбик, *пл* — плодолистики, *прчш* — прицветная чешуйка, *прл* — прилистник, *чшл* — чешуевидный лист.

только завертываются внутрь своими краями и остаются открытыми. Эти аномальные, завязеподобные образования почти всегда стерильны и по мере приближения к средней части сережки сильно уменьшаются в размерах, хиреют и исчезают совсем.

Изредка в сережках попадаются и такие цветки, где к нормальной завязи, образованной 3 или 4 плодолистиками, прирастают недоразвитые или аномальные боковые плодолистики, и тогда завязь имеет уже не одно, как обычно, а 2—3 гнезда и как бы комбинированные париэтально-угловые плаценты, а сам гинецей, сформировавшийся таким образом, становится не паракарпным, а скорее синкарпным (рис. 1, *12*).

Созревание плодов у особей с четырехстворчатыми коробочками начинается на 5—7 дней позднее, чем обычно у ивы трехтычинковой. Коробочки раскрываются четырьмя полого отогнутыми назад створками. Семена очень мелкие, 0.5—0.7 мм длины, зеленоватые, близ основания с темноватым пояском, в числе 9—13 в каждой створке. Иногда семяпочки развиваются не во всех плодолистиках, а в 2—3, и количество их в створках не всегда постоянно, а колеблется от 1 до 13. Всхожесть семян 40—52%. Проростки значительно крупнее, чем у типичной ивы трехтычинковой, и имеют нежную бледно-зеленую окраску, тогда как у *Salix triandra* подсемядольная часть и корешок розоватого или красноватого цвета.

Очень своеобразен у таких особей нектарник. Он имеет чашевидную форму, очень короткий, чаще всего целиком охватывает ножку завязи (рис. 2, *8, 9, н*). Иногда он состоит из отдельных лопастей: одной или двух маленьких, расположенных на абаксиальной стороне (рис. 1, *10*—12, $н_2$), и одной более широкой, подковообразной формы, почти охватывающей ножку завязи с адаксиальной стороны (рис. 1, *7—9*, $н_1$).

Сигава (Sugaya, 1960) на основании исследований *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. считает адаксиальные нектарники гомологичными паре профиллов, а абаксиальные рассматривает как следующий филлом на оси цветка. Эту точку зрения разделяет и А. К. Скворцов (1968). Другие авторы (Velenovsky, 1904; Федоров, 1949; Тахтаджян, 1966, и др.) подобные нектарники, особенно петалоидной формы, склонны рассматривать как рудименты околоцветника.

Среди представителей рода *Salix* изредка встречаются особи и с апокарпным гинецеем, на что указывали Накаи (Nakai, 1930), Скворцов (1966) и некоторые другие авторы. Подобные случаи имеют место и среди присурских ив. 29 V 1969 в Пензенской области близ села Первое Тарлаково была найдена ива пепельная *Salix cinerea* L., у которой женский цветок имел не 1, а 2 пестика. Здесь 2 плодолистика не срослись вместе, как обычно, а каждый плодолистик свернулся внутрь своими краями и образовал отдельную завязь (рис. 3, *1, 2, 4*). В каждом таком плодолистике, у его основания, близ завернутых краев, закладывалось по 2—3 семяпочки, причем в открытых, только свернувшихся, но не сросшихся краями плодолистиках, семян обычно не было. Зрелые плоды раскрывались тоже своеобразно. Шов расходился, и единственная створка коробочки круто заворачивалась назад своей верхушкой (рис. 3, *2, 3*).

Описанные явления у *Salix cinerea* и *S. triandra* var. *quadrivalvis* позволяют высказать предположение, что эволюция цветков в роде *Salix* шла путем редукции, конструктивного упрощения и высокой специализации частей цветка, связанной, очевидно, с энтомофилией и разделением пола. Возможно, предковые формы этой своеобразной группы растений имели апокарпный гинецей, в образовании которого принимали участие не 2, как у ныне живущих ивовых, а большее число плодолистиков, от 2 до 6, образующих отдельные пестики. Из апокарпного гинецея, вероятно, возник синкарпный, а затем паракарпный, представляющий собой более простую и вместе с тем более совершенную структуру (Савченко, 1957; Тахтаджян, 1948, 1966, 1970). Плацентация, очевидно, могла быть угловой, а затем, одновременно с гинецеем, эволюционировала к париэтальной. Одновременно с уменьшением числа плодолистиков

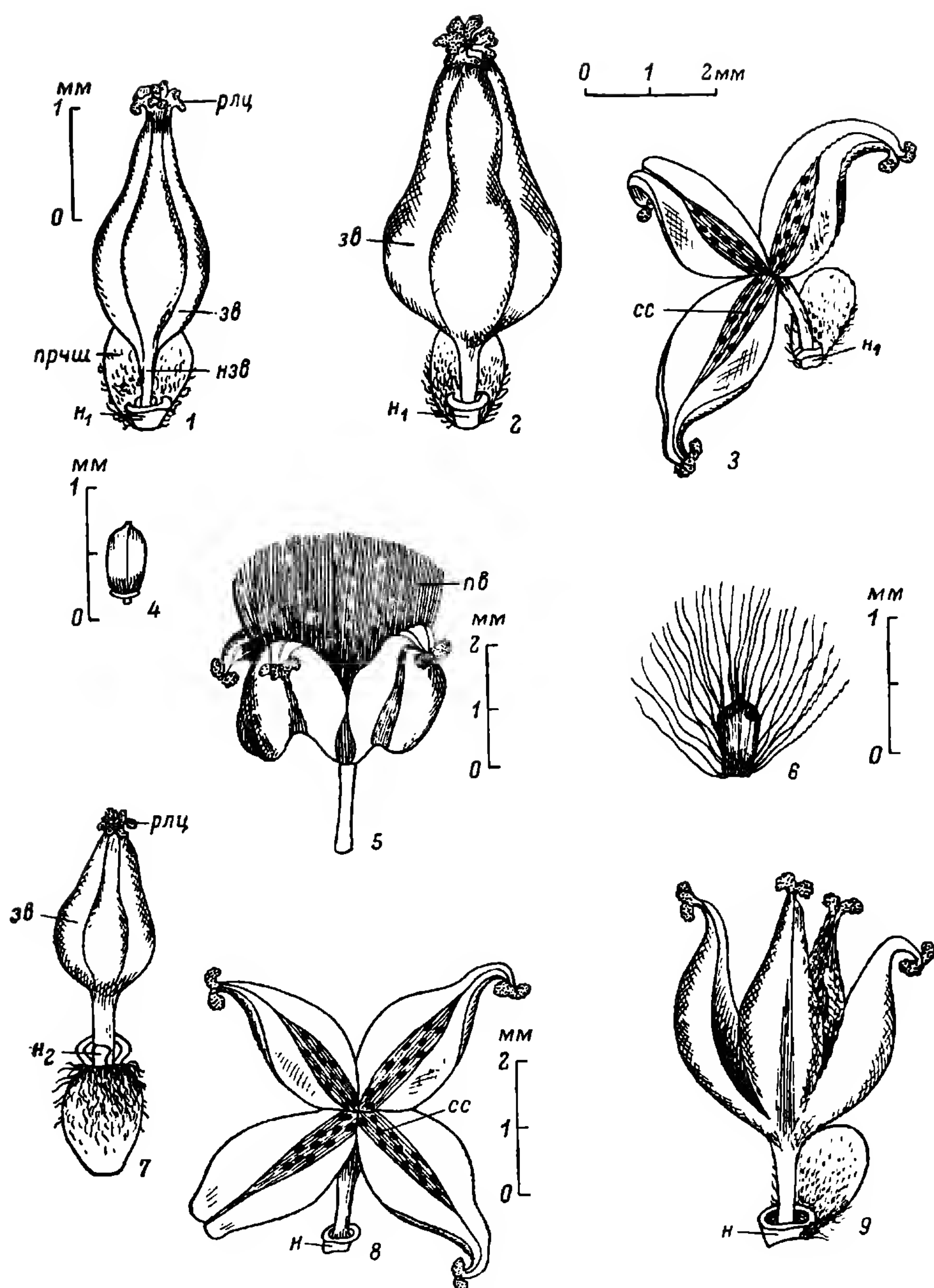


Рис. 2. Цветки, плоды и семена *Salix triandra* L. var. *quadrivalvis* E. Maliut. et K. Maliut. var. nova.

1, *7* — женский цветок с завязью, состоящей из 4 плодолистиков в начале цветения, с абаксиальным ($н_2$) и адаксиальным ($н_1$) нектарниками; *2* — женский цветок с завязью, состоящей из 4 плодолистиков, в конце цветения; *3* — коробочка с 3 раскрывшимися створками; *4* — семя; *5* — созревшая коробочка в момент раскрывания створок, с пучком волосков (*пв*); *6* — семя с базальным пучком волосков; *8* — коробочка с 4 раскрывшимися створками в развернутом виде; *9* — четырехстворчатая коробочка, освободившаяся от семян, с чашеподобным нектарником (*н*); *сс* — семенные следы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

в процессе эволюции сокращалось и число семяпочек — от 40 и более у описанной нами разновидности *Salix triandra* L. к 6—8 у таких, напри-

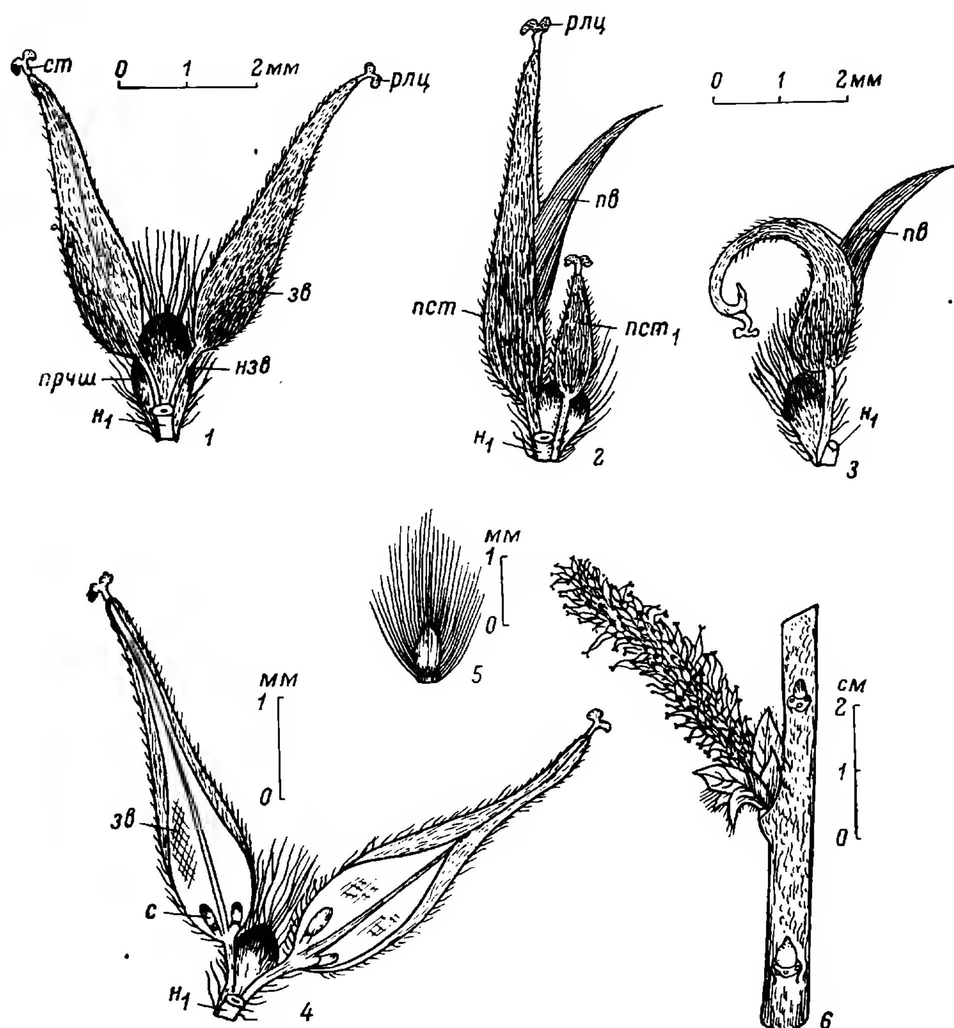


Рис. 3. *Salix cinerea* L. с апокарпным гинецеем.

1 — женский цветок, состоящий из 2 пестиков; *2* — женский цветок с нормально развитым (*пст*) и недоразвитым (*пст*₁) пестиками и пучком волосков (*пв*); *3* — раскрывшаяся коробочка с круто отогнутой назад створкой; *4* — 2 развернутых апокарпных гинецея с семяпочками (*с*) в основании завязи; *5* — семя с волосками; *6* — часть побега с женской сережкой. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

мер, видов, как *S. alba* L., *S. fragilis* L., *S. acutifolia* Willd., *S. starkeana* Willd., *S. rosmarinifolia* L. (Тропникова и Малютин, 1969).

В заключение выражаю глубокую благодарность А. К. Скворцову и М. И. Савченко за ценные замечания о работе.

ЛИТЕРАТУРА

Савченко М. И. (1957). О природе плодолистика покрытосеменных растений (К истории вопроса о природе плодолистика покрытосеменных растений). Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Скворцов А. К. (1966). Список растений Гербария флоры СССР, XVI, 89—94. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Тропникова Е. Т. и К. Г. Малютин. (1969). Ключ для определения ив бассейна р. Суры по плодам, семенам и семенным следам. Матер. Сурск. экспед. — Федоров Ал. А. (1949). Случай аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное его истолкование. Бот. ж., 34, 3. —

Fischer M. J. (1928). The morphology and anatomy of the flowers of the *Salicaceae*. Amer. J. Bot., 15. — Nakai T. (1930). Flora sylvatica Koreana. V, 18. — Sugaya S. (1960). Bearing of the cataphylletaxy on the interpretation of the nectary structures in the flowers of the *Salicaceae*. Sci. Rept. Tohoku Univ., ser. 4, 26, 1. — Velenovsky. (1904). Vergleichende Studien über der Salix-Blüte. Beih. Bot. Centralbl., 17.

Ленинград. (Получено 24 II 1971).

УДК 581.144 : 582.67 : 582.52/.59

Р. П. Барыкина

О СХОДСТВЕ С ОДНОДОЛЬНЫМИ В СТРОЕНИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *PODOPHYLLUM EMODI* WALL. и *P. PELTATUM* L.

С 5 рисунками

R. P. BARYKINA. ON THE SIMILARITY OF MONOCOTYLEDONS AND *PODOPHYLLUM EMODI* WALL. AND *P. PELTATUM* L. IN THE STRUCTURE OF VEGETATIVE ORGANS

В морфолого-анатомическом строении и развитии вегетативных органов подофилла отмечается большое сходство с однодольными растениями. По-видимому, некоторые общие с однодольными особенности являются результатом геофильной эволюции. Прослежены структурные изменения в онтогенезе. Разбросанное расположение проводящих пучков в черешке листьев взрослых растений определено крупными размерами их листовых пластинок и одновременно коррелирует с возрастающей лакунностью узла стебля. Атактостела присуща исключительно генеративному побегу.

Небольшой, с 5 видами (Engler, 1964), род *Podophyllum* распространен в Восточной Азии от Гималаев до континентального Китая и Тайваня, а также в приатлантической части Северной Америки.

Относительно его систематического положения существуют различные взгляды. Обычно род *Podophyllum* включают в сем. *Berberidaceae* (Prantl, 1891; Веттштейн, 1912; Кузнецов, 1936; Engler, 1964, и др.), иногда в сем. *Ranunculaceae* (Jussieu, 1789). Японский монограф Кумазава (Kumazawa, 1930), основываясь на данных сравнительной морфологии, в частности анатомии вегетативных органов, предложил выделить род *Podophyllum* в отдельное семейство *Podophyllaceae*, как это было сделано еще в начале XIX столетия Декандолем (De Candolle, 1821). Такого же взгляда придерживаются Хатчинсон (Hutchinson, 1960) и А. Л. Тахтаджян (1966).

Род *Podophyllum* весьма интересен в филогенетическом отношении. Представители этого древнего рода имеют много признаков, свойственных однодольным растениям. Черты, общие с однодольными, проявляются, как нами было отмечено раннее (Барыкина, 1971), уже на первых фазах онтогенеза и еще резче выступают на более поздних стадиях развития.

Ниже приводим описание морфологических и анатомических особенностей взрослых вегетирующих и цветоносных растений *Podophyllum emodi* и *P. peltatum*.

Морфология

Главный побег сеянца в течение первых 3—4 лет нарастает моноподиально за счет раскрытия терминальной почки и постепенно приобретает вид укороченного вертикального корневища с рубцами опавших первых листьев. В течение вегетационного сезона образуется 2—4 низовых чешуевидных листа и обычно 1 (рис. 1, *А*), реже 2 ассимилирую-

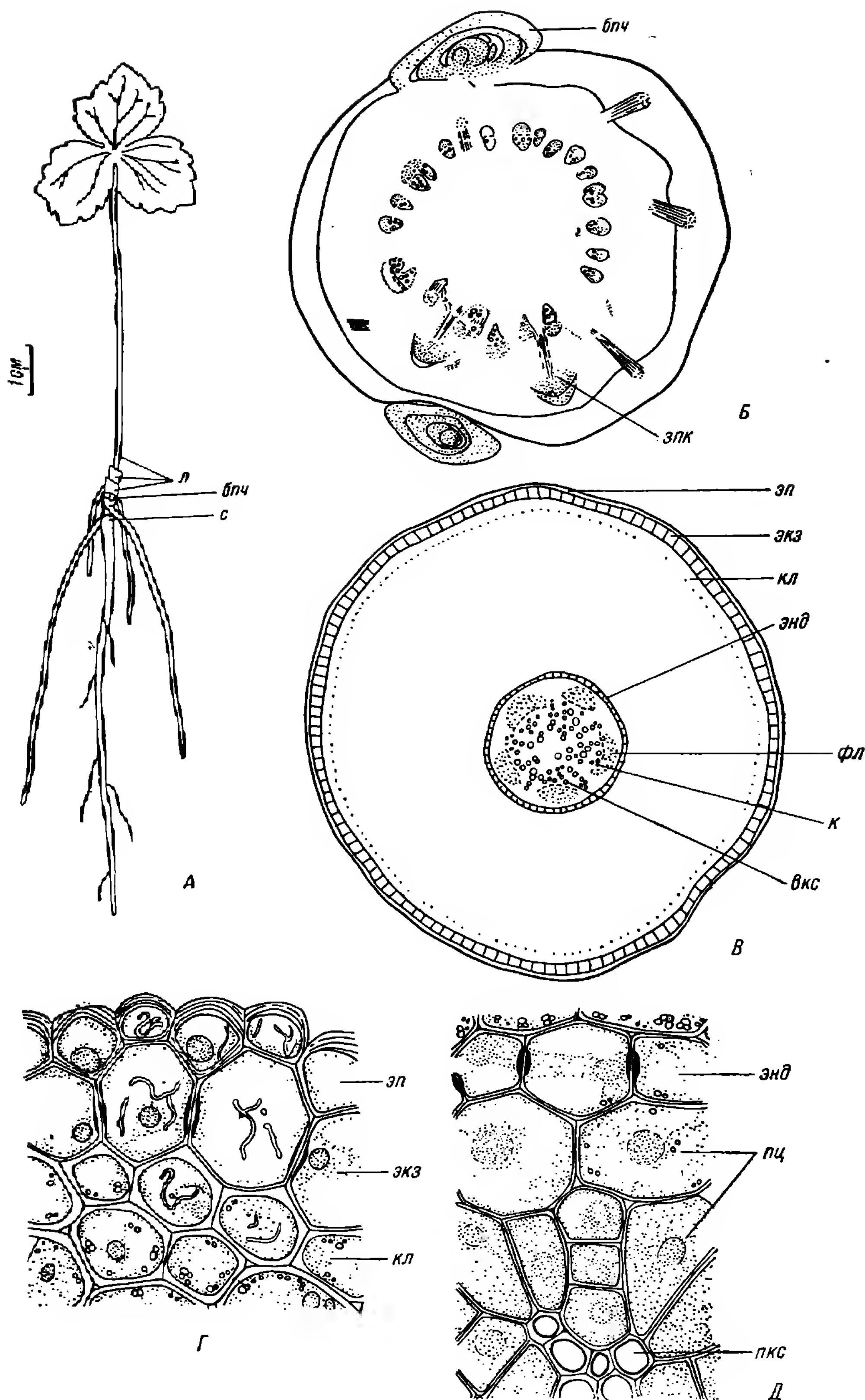


Рис. 1.

А — 3-летний сеянец *Podophyllum peltatum* (июнь): *с* — остаток семядольной трубки; *бпч* — боковая почка, развившаяся в пазухе листа 2-го года вегетации; *л* — листья 3-го года. ***Б*** — поперечный срез через основание 3-летнего укороченного побега *P. emodi* (схема): *бпч* — боковая почка; *зпк* — зачаток придаточного корня. ***В*** — поперечный срез придаточного корня *P. emodi*, ***Г*** и ***Д*** — отдельные ткани его при большом увеличении: *эп* — эпидермис; *экз* — экзодерма; *кл* — колленхиматозная ткань; *энд* — эндодерма; *пц* — перицикл; *фл* — флоэма; *к* — камбий; *пкс* — первичная ксилема; *вкс* — вторичная ксилема.

щих. Размер и степень расчлененности листовой пластинки с возрастом растения увеличиваются. Обычно на каждом узле главного побега образуются 1—2 придаточных корня. В пазухах листьев, под защитой их влагалищ, закладываются (у *Podophyllum emodi* на 1-м году, у *P. peltatum* со 2-го года) одиночные боковые почки. Холм (Holm, 1899) отмечает более позднее образование у *P. peltatum* пазушных почек, когда растение достигает возраста 4 или 5 лет. Почки закрытые, с несколькими (2—3) почечными чешуями, из которых внутренняя на верхушке срастается колпачком, скрывая внутри себя конус нарастания с 2—3 листовыми примордиями.

Ветвление побега у подофилла по сути дела представляет собой подземное кущение с образованием вневлагалищных боковых побегов. Дочерний побег на протяжении какого-то промежутка времени имеет диагеотропное (горизонтальное) или косоапогеотропное (наклонно вверх) направление роста. Прорывая влагалище кроющего листа, он продолжает рост вне листовой пазухи. Некоторые побеги, имеющие в начале своего развития косоапогеотропный характер роста, вскоре принимают вертикальное положение и развиваются подобно материнской оси. В их основании образуются пучки придаточных корней. Из собраний укороченных вертикальных побегов формируется небольшая «дерновинка».

Почки, расположенные обычно в пазухах самых нижних кроющих листьев материнской оси, весной образуют горизонтальные корневища, длиной 2—15 см, с более вытянутыми междоузлиями, покрытые низовыми чешуевидными листьями, обычно отмирающими на втором году (Селиванова-Городкова, 1958). После периода горизонтального роста верхушка корневища загибается вверх и формирует на глубине 3—6 см от поверхности почвы несколько укороченных междоузлий и крупную конусовидную терминальную почку, заключающую в себе побег следующего года. Развиваясь весной, он образует 1—2 длинночерешковых зеленых листа, которым предшествует несколько скрытых в почве чешуевидных листьев (рис. 2, *А*). В основании годичного побега развиваются придаточные стеблевые корни, а в листовых пазухах закладываются боковые почки. Таким образом, вертикальный укороченный побег, развившийся из верхушечной почки горизонтального корневища, потенциально становится новой зоной кущения. По наблюдениям Холма (1899), у *P. peltatum* верхушечная почка корневища, заняв вертикальное положение, на некоторое время замирает, переходя в спящее состояние, в то время как корневище продолжает свой рост симподиально, при этом вертикальное направление вновь меняется на горизонтальное. В условиях Москвы рост корневища начинается почти одновременно с развитием терминального вертикального побега. При этом раскрываются 1 или 2 верхние боковые почки (рис. 2, *Б*). Горизонтальные симподиально ветвящиеся корневища у *P. peltatum* достигают значительной длины, связывая между собой отдельные зоны кущения.

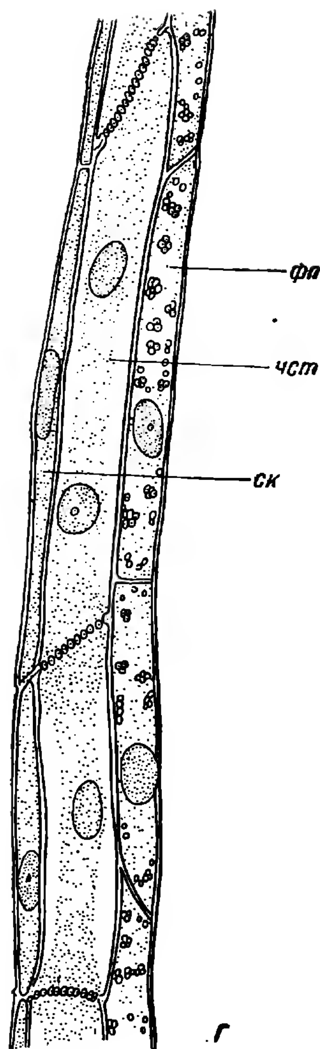
Вегетативная фаза в развитии укороченного вертикального побега длится 3—4 года (Смирнова, 1959). Сеянцы обычно зацветают на 4—5-м году. В год, предшествующий цветению, терминальная почка формируется как смешанная. Осенью в ней различимы зачатки вегетативных листьев и отдельные элементы цветка. Генеративный побег полурозеточный, олиственный, простой, прямостоячий, со сближенными в основании несколькими чешуевидными и двумя, реже одним или тремя, высоко приподнятыми над землей крупными очередными срединными листьями, оканчивается генеративный побег терминальным цветком на более тон-

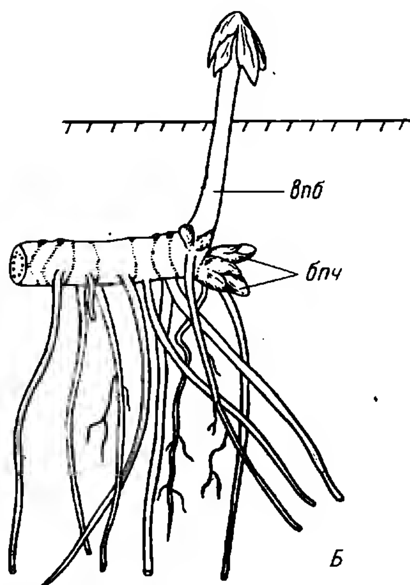
---

Рис. 2.

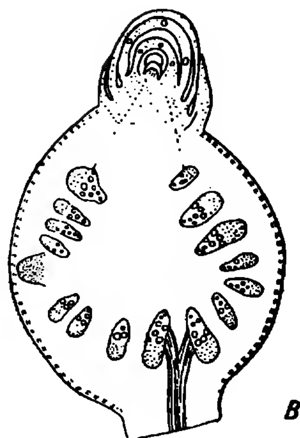
А—Б — корневище *Podophyllum peltatum* (июнь) с верхушечным 1-летним побегом (*впб*): *л* — первый ассимилирующий лист: *л'* — второй серединный лист, пробивающийся наружу; *чл* — чешуевидные листья; *бпч* — боковые почки; *пк* — придаточные корни. *В* — поперечный срез горизонтального корневища с боковой почкой и 2 придаточными корнями, видно кольцо проводящих пучков. *Г* — участок флоэмы корневища на продольном срезе: *фп* — флоэмная паренхима; *чст* — членик ситовидной трубки с 2 ядрами; *ск* — сопровождающая клетка.

л
л'
впб
чл
бпч
лк
А





1см



ком прямом (*P. emodi*) или горизонтально отклоненном (*P. peltatum*) цветоносе. Листья черешковые, щитовидные; пластинки в очертании округлые, рассеченные на 3—7 сегментов, длиной до 13 см, раздвоенных или реже тройчатораздельных на конце, по краю зубчато-нильчатых; листья слабо опушены короткими волосками. Из черешков в сегмент продолжаются 2—4 более мощные жилки, заметно выдающиеся снизу. Жилкование лучисто-сетчатое. Цветок обоеполый, циклический, актиноморфный, с двойным 3-членным околоцветником. Чашелистики мелкие, рано опадающие, в числе 3—6, иногда их меньше или они совсем отсутствуют. Лепестков 6—9. Тычинок 6, 12—20. Гинецей одночленный, завязь верхняя, одногнездная с многочисленными семезачатками, расположенными на толстой плаценте, развивающейся вдоль брюшного шва.

Анатомическое строение

Листья взрослых особей несколько отличаются от первых листьев проростков и ювенильных растений. Клетки верхнего эпидермиса с гладкой (рис. 3, *а*), а клетки нижнего эпидермиса с извилистой формой шва (рис. 3, *б*). Устьица ранункулоидного типа, на нижней стороне листа; здесь же, преимущественно вдоль жилок и по краю пластинки, в небольшом числе развиваются простые, короткие, одноклеточные волоски. Замыкающие клетки располагаются на одном уровне с покровными клетками (рис. 3, *в*). Количество устьиц у взрослых листьев *P. peltatum* на 1 мм^2 поверхности — 102, у *P. emodi* — 87, против 40 устьиц у ювенильных растений. Возрастные отличия в анатомическом строении листьев выражаются также в бо́льшем числе слоев (6—8) мезофилла. У взрослых листьев более резко проявляется бифациальный тип их строения. 1—2 слоя столбчатого мезофилла представлены характерными для данного рода слабо вытянутыми ветвистыми клетками (рис. 3, *в*). Губчатая ткань из 5—6 рядов крупных лопастных клеток (рис. 3, *б*). Мощные жилки, составленные 3—4 сосудистыми пучками, рельефно выступают с нижней поверхности листа. Средняя протяженность жилок на 1 см^2 у *P. peltatum* — 300 мм, у *P. emodi* — 320 мм.

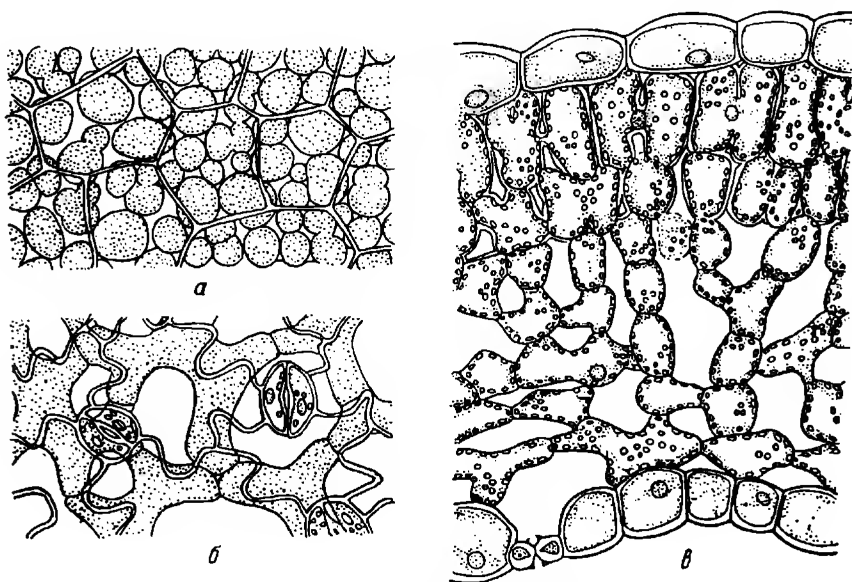


Рис. 3. Анатомическое строение пластинки взрослого листа *Podophyllum peltatum*.

а — верхний эпидермис; *б* — нижний эпидермис; *в* — поперечный срез.

С возрастом растения заметные изменения претерпевают анатомическое строение влагалища и черешка листа. У 1—2-летних сеянцев в стенке листового влагалища проходят 3 широко расставленных сосудистых пучка (рис. 4, *А*). В стебле им соответствуют 3-лакунные узлы. В основании листовых зачатков побега 3-го года вегетации число пучков возрастает до 5—6. В соответствии с увеличением числа пучков в листовом следе на смену 3-лакунному типу узла развиваются 5—6-лакунные. Подобная картина изменения числа пучков (от 3 до 12) прослеживается во влагалищах последовательно развивающихся листовых зачатков почек возобновления, формирующихся на корневище. В верхней части влагалища и далее на всем протяжении черешка, от его дистального конца в направлении листовой пластинки, происходит интенсивное ветвление жилок. Более мелкие из них размещаются по периферии, а крупные, отклоняясь в радиальном направлении, сдвигаются к центру органа (рис. 4, *Б*). На поперечных срезах, проведенных через середину черешка (рис. 4, *В*), сосудистые пучки образуют на периферии почти правильное концентрическое кольцо с несколькими (3—7) дополнительными крупными сердцевинными тяжами. На апикальном конце черешка наблюдается заметная перегруппировка пучков в центре, одни из них сливаются, другие раздваиваются. При вхождении в основание листовой пластинки каждый центральный пучок образует медианный тяж, к которому по бокам пристраиваются обычно 2, реже 3, мелких пучка из периферического круга, образуя в совокупности крупную синтетическую жилку.

По мере последующего увеличения размеров пластинок у вновь развивающихся листьев число лучисто расходящихся жилок, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность листа, увеличивается. Усиливающаяся интенсивность ветвления жилок в черешке сопряжена с возрастающей многолакунностью стебля (до 15 пучков). В слегка уплощенных черешках стеблевых листьев цветоносных побегов насчитывается свыше 30 пучков, расположенных кольцом, и около 10 пучков, размещенных менее упорядоченно в центре (рис. 5, *Б*).

Наружняя часть черешка взрослого листа построена, как и у первых ассимилирующих листьев проростка. Под эпидермисом выделяется слой уголковой колленхимы. Несколько рядов более мелких клеток коры (диаметром 38—40 мк), непосредственно примыкающих к пучкам, отличаются слабо утолщенными (6—7 мк), впоследствии одревесневающими оболочками. Они имеют прозенхимную форму (длина их 470—600 мк), но в отличие от волокон обладают тупыми, а не заостренными концами. Сосудистые пучки целиком или частично (со стороны флоэмы) окружены крупноклеточной крахмалоносной паренхимной обкладкой. Периферические пучки с почти сплошным склеренхимным футляром, мощность развития которого резко снижается в направлении центра черешка. Волокна имеют в среднем длину 1357 мк, диаметр — 21 мк, толщину стенки — 7 мк. Членики ситовидных трубок от умеренно (176 мк) до крайне коротких (длиной 73.5 мк), диаметром 13 мк. Ситовидные пластинки простые, на строго горизонтальных или слегка скошенных поперечных стенках. В ксилеме преобладают спиральные и лестничные сосуды с простой перфорацией. Средняя длина членика 540 мк, диаметр 42 мк. В крупных жилках различим камбий.

Цветонос, являясь непосредственным продолжением вегетативной оси, наряду с общими со стеблем чертами строения отличается и некоторыми специфическими особенностями. Клетки эпидермиса с сильно утолщенными тангентальными стенками. Субэпидермальный слой состоит из мелких плотно сомкнутых клеток, которые, так же как и нижележащие слои рыхлой крупноклеточной первичной коры, имеют неравномерно утолщенные блестящие целлюлозные оболочки, характерные для колленхимы. Коровые клетки, непосредственно граничащие с пучками, а также межсосудистая паренхима к концу цветения одревесневают.

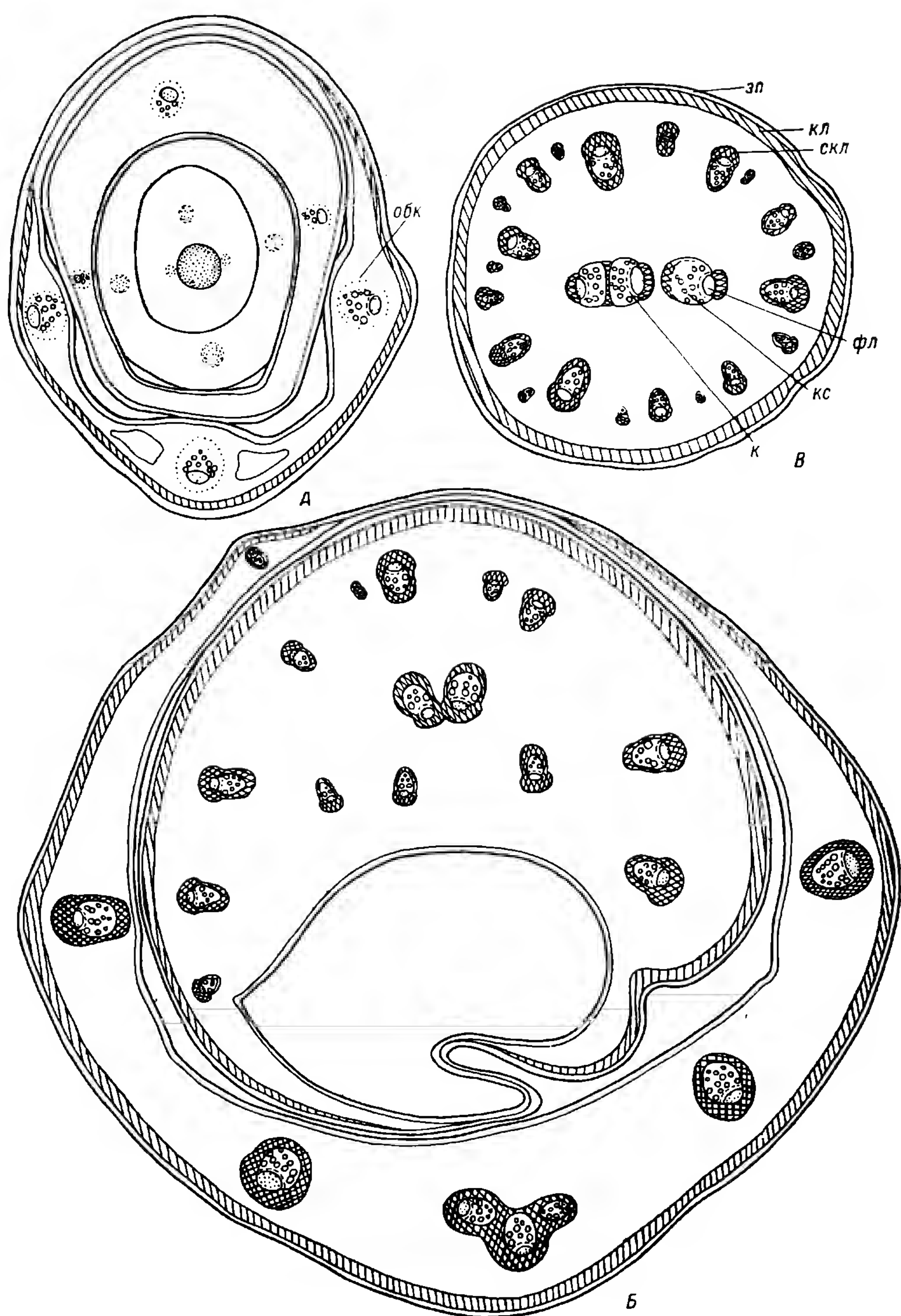


Рис. 4.

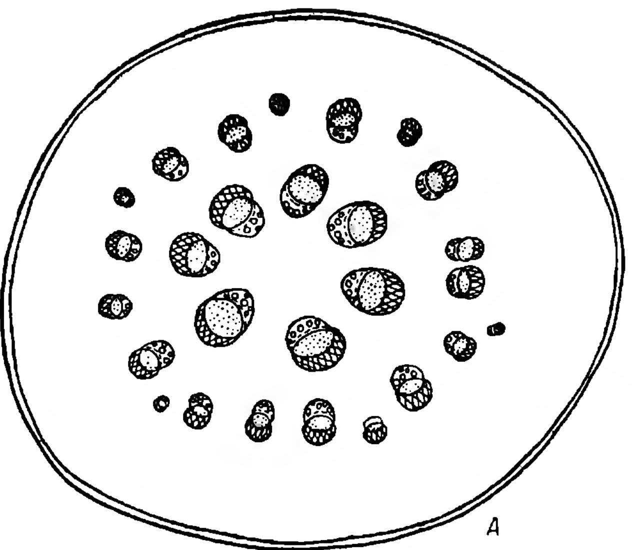
А — поперечный срез через основания листьев 2-летнего побега *Podophyllum peltatum*; *Б* — влагалища двух последующих листьев, отходящих от корневища; *В* — черешок одного из них; *эп* — эпидермис; *кл* — колленхима; *скл* — склеренхима; *фл* — флоэма; *кс* — ксклема; *к* — камбий; *обк* — паренхимная обкладка пучка.

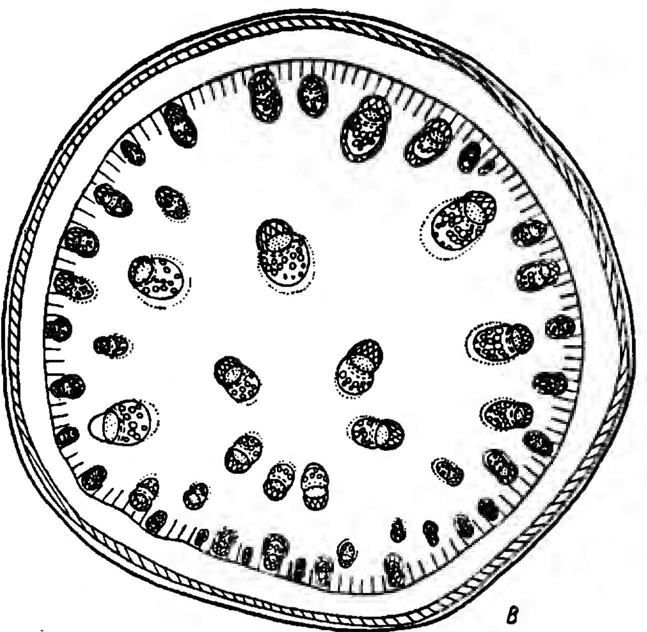
Центральный цилиндр цветоноса с дициклическим расположением проводящих пучков — следов отдельных элементов цветка.[1] Пучки внутреннего круга, в числе 6—7, значительно крупнее пучков наружного круга (рис. 5, *А*). Все пучки со склеренхимными колпачками, в форме полумесяцев, окружающих флоэму. Волокна относительно короткие (643 мк длиной) со слабо утолщенными стенками. К сосудам ксилемы примыкают узкие прозенхимной формы живые элементы с тонной неодревесневшей оболочкой. В пучках явно преобладает флоэма, представленная ситовидными трубками и сопровождающими клетками, образующими правильные продольные ряды, как у однодольных. Ксилема развита крайне слабо, состоит преимущественно из спиральных и лестничных сосудов; пористые сосуды единичные. Членики узкие (диаметром 14—16 мк) и длинные (330 мк). В крупных пучках заметен камбий. Центральная часть цветоноса занята округлыми паренхимными клетками, оболочки которых впоследствии одревесневают.

Анатомическая структура вегетативной части цветоносного побега складывается под непосредственным влиянием, с одной стороны, органов формирующегося верхушечного цветка, с другой стороны — ассимилирующих влагалищных листьев; диаметр стебля ниже прикрепления листьев достигает более 1 см. Эпидермис толстостенный, с гладкой кутикулой. Наружный слой первичной коры — типичная уголковая колленхима. Вся остальная рыхлая кора колленхиматозного типа, с ясно выраженным неравномерным утолщением клеточных стенок. На границе с сосудистыми пучками выделяется кольцо из 5—6 рядов плотно сомкнутых мелких (со средним диаметром 39 мк) живых паренхимных клеток с равномерно утолщенными одревесневшими оболочками. Проводящая система атактостелического типа (Harvey-Gibson, Horsman, 1919—1920). На поперечном срезе цветоносного побега (рис. 5, *В*), сделанном ниже места отхождения ассимилирующего листа, более или менее отчетливо выделяются 2 круга сосудистых пучков: наружный из относительно мелких пучков (в числе 35—50) и эксцентричный внутренний (6 пучков), соответствующий центральному кольцу цветоноса, между которыми заключена 3-я группа из 13—23 пучков, расположенных среди тонкостенной паренхимы без видимого порядка. Структура отдельных пучков напоминает пучки однодольных (Metcalfe, Chalk, 1950; Metcalfe, 1960, 1961). Пучки V-образной формы, открытые, в периферическом круге с четко выраженной паренхимной обкладкой. Над флоэмой возвышаются колпачки склеренхимы из длинных (1645 мк) лубяных волокон с утолщенной одревесневшей оболочкой. Лептом состоит только из ситовидных трубок и сопровождающих клеток. Лубяная паренхима отсутствует, что характерно для некоторых представителей семейства лютиковых и однодольных (Holm, 1899; Himmelbauer, 1913). Членики ситовидных трубок с простыми ситовидными пластинками; иногда отчетливо выражены боковые поровые поля. Камбиальная зона хорошо заметна, в июне 4—5-слойная. Проводящих элементов в ксилеме сравнительно немного. Сосуды узкие, со средним тангентальным диаметром 40—45 мк, со спиральным, лестничным и сетчато-пористым утолщением; межсосудистая поровость очередная. Перфорации простые на слегка наклонных стенках. Сосуды расположены очень близко друг к другу. Древесинная паренхима отсутствует, но имеются прозенхимной формы живые запасающие элементы со слабо утолщенными оболочками и мелкими простыми порами. По-видимому, это замещающие волокна, функционально заменяющие отсутствующую здесь типичную древесинную паренхиму. Они более короткие, чем лубяные волокна, длиной в 300—750 мк. У периферических пучков оболочки их лигнифицируются.

---

[1] Характер жилкования частей околоцветника у подофилла сходен с таковым вегетативных листьев. В основание каждого чашелистика входят 3 жилки. В лепесток направляется пучок из 3—5—7 и более ветвящихся жилок. Тычиночные нити с 3 сближенными в центре коллатеральными пучками. Плодолистик снабжен многими (17—20) жилками.





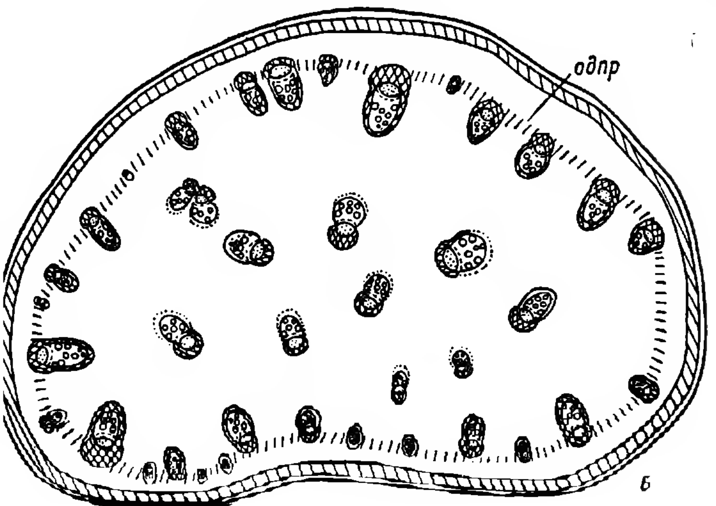


Рис. 5. ***Podophyllum emodi.*** **Поперечные срезы (схемы).**

А — цветонос; *Б* — черешок стеблевого листа; *В* — стебель цветоносного побега; *одпр* — одревесневшая паренхима.

Длинные замкнутые листовые влагалища, охватывающие стебель, многолакунность его узлов, обусловленная развитием крупных листовых пластинок с лучистым типом жилкования, аналогичным параллельному жилкованию однодольных, а также закладывающиеся на верхушке оси части цветка в совокупности определяют атактостелическое строение стебля надземного побега. В целом анатомия надземного стебля подофилла более сходна с таковой однодольных, чем двудольных.

Укороченное вертикальное корневище в течение первых 3 лет помимо эпидермиса дополнительно защищено с поверхности основаниями влагалищ сближенных листьев. Лишь позднее происходит образование пробки. В горизонтальных корневищах она появляется раньше (на 1-м или 2-м году). Пробка возникает субэпидермально и состоит из 2—3 рядов тонкостенных широкопросветных клеток. Наружные 2—3 слоя первичной коры с колленхиматозноутолщенными клеточными оболочками. Широкая кора, так же как сердцевина, занимающая значительную часть корневища, представлены в основном запасающей крахмал паренхимой. Преобладают сложные крахмальные зерна. Некоторые клетки заполнены желтым секретом, другие включают друзы оксалата кальция. Часто встречаются 2-ядерные клетки. Эндодерма и перицикл неразличимы. Проводящая система представлена одним кольцом проводящих пучков, разделенных широкими (6—10 клеток) сердцевинными лучами. В кольце может быть от 15 до 35 пучков (рис. 2, *В*). В укороченных участках корневища в связи с плотным расположением листьев отдельные пучки встречаются и в коровой части междоузлий. Пучки открытые, камбиальная зона 5-слойная, но вторичных элементов крайне мало. В отличие от надземного побега в корневище отсутствуют склеренхимные волокна, проводящие элементы ксилемы более короткие (220 мк длиной), членики сосудов с более скошенными поперечными стенками, полностью дифференцированные членики ситовидных трубок часто с крупными 1—2 ядрами. Хорошо различимы широкие сопровождающие клетки, в числе одной протягивающиеся вдоль членика ситовидной трубки (рис. 2, *Г*), веретеновидные ядра их достигают длины 30—40 мк. В сравнении с генеративным побегом сосудистые пучки корневища характеризуются бо́льшей паренхиматизацией; имеются клетки лубяной и древесинной паренхимы, отсутствующие в надземном стебле и черешке листа.

Шнуровидные придаточные корни, толщиной 4—5 мм, отходящие от корневища, построены подобно главному и боковым корням. На поверхности их выделяется естественно окрашенный в коричневый цвет толстостенный эпидермис с хорошо выраженной слоистостью оболочек (рис. 1, *Г*). Внутри клеток эпидермиса, а также экзодермы и наружных слоев первичной коры, имеющих структуру колленхиматозной ткани, можно видеть гифы эндотрофной грибницы. Четко обозначена тонкостенная эндодерма с поясками Каспари. Перицикл однослойный, но против групп первичной ксилемы число рядов его увеличивается до 2—4 (рис. 1, *Д*). Стель с 3—5 радиально чередующимися тяжами первичной ксилемы и первичной флоэмы. В центре корня находится небольшой участок тонкостенных прозенхимных клеток. Камбий функционирует весьма слабо. Вторичное утолщение очень незначительное (рис. 1, *В*). Широкая паренхимная первичная кора без заметных изменений сохраняется до конца жизни органа. Заложения пробки в корнях отмечено не было. Нередко встречаются фасциированные корни.

Выводы

1. *Podophyllum emodi* и *P. peltatum* — травянистые многолетние корневищные геофиты с почками возобновления, скрытыми в почве обычно на глубине 3—8 см.

Монокарпические побеги с 2—3-летним циклом развития. Генеративный побег полурозеточный, неспециализированный, с 2 сближенными крупными стеблевыми листьями и терминальным цветком.

3. Образование монокарпических побегов следующих порядков, так же как ветвление корневищ, происходит симподиально.

4. В морфологии подофилла много общего с однодольными. В развитии вертикального вегетативного побега выявляется известная метамерность, напоминающая таковую злаков. Все листья с хорошо развитыми влагалищами, листорасположение двурядно-очередное, жилкование лучистое (из черешка в пластинку вступает пучок радиально расходящихся жилок). Рано формируется мочковатая корневая система из стеблевых придаточных корней, сохраняющих первичную структуру.

5. Атактостеличность появляется в онтогенезе растения не сразу. Черешки первых листьев проростка, 1—2-летних сеянцев, равно как вегетативный укороченный побег и горизонтальное корневище, характеризуются кольцевым расположением сосудистых пучков. Увеличение числа пучков в черешке, их менее упорядоченное расположение обусловлены постепенным разрастанием с возрастом растения листовых пластинок. Одновременно с этим увеличивается лакунность узла (от 3 до 15 пучков). Атактостелическое строение стебля присуще только надземному генеративному побегу, где оно коррелятивно связано с одновременным заложением крупных влагалищных листьев и органов терминального цветка.

6. Значительное сходство *Podophyllum* с однодольными обнаруживается в форме и анатомическом строении сосудистых пучков, в развитии дланевидно-лопастных клеток столбчатого мезофилла, в отсутствии в корнях перидермы. Слабая камбиальная деятельность не приводит к образованию сколько-нибудь заметного числа вторичных элементов.

7. Род *Podophyllum*, обнаруживая много общих с однодольными черт строения, стоит несколько особняком среди других травянистых барбарисовых и, может быть, заслуживает выделения в самостоятельное семейство. По-видимому, это одна из древних групп цветковых растений, давно эволюционирующая по пути приспособления к геофильному образу жизни. Возможно, что некоторые признаки этого рода, общие с однодольными, являются конвергентными.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П. (1971). Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. Бот. ж., 56, 7. — Веттштейн Р. (1912). Руководство по систематике растений, 2, 2. — Кузнецов Н. И. (1936). Введение в систематику цветковых растений. — Селиванова-Городкова Е. А. (1958). К познанию *Podophyllum peltatum* L. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 6. — Смирнова Е. С. (1959). К познанию рода *Podophyllum* L. в связи с проблемой родства однодольных и двудольных растений. Докл. ТСХА, 46. — Смирнова Е. С. (1960). К познанию родства однодольных и двудольных растений. Изв. ТСХА, 4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. — De Candolle A. P. (1821). Regni vegetabilis systema naturale. 2. *Fumariaceae*, *Podophyllaceae*. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. — Harvey-Gibson R. J., E. Horsman. (1919—1920). Contributions towards a knowledge of the anatomy of the lower Dicotyledons. 2. The Anatomy of the stem of the *Berberidaceae*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 52, 3. — Himmelbauer W. (1913). Die Berberidaceen und ihre Stellung in System. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Kl., 89. — Holm Th. (1899). *Podophyllum peltatum*, a morphological study. Bot. Gaz., 27, 6. — Hutchinson J. (1960). The families of flowering plants. 1. Dicotyledons. — Jussieu A. L. (1789). Genera plantarum ordines naturales disposita. — Kumazawa M. (1930). Morphology and biology of *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with notes of affinities to the allied genera *Hydrastis*, *Podophyllum* und *Diphylleia*. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sect. 3, Bot., 2. — Metcalfe C. R. (1960, 1961). Anatomy of the monocotyledons. 1. *Gramineae*. 2. *Palmae*. — Metcalfe C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledons, 1. — Prantl K. (1891). *Berberidaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3 (2).

Московский
государственный университет.

(Получено 28 III 1970).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.262.2/.0001.2

А. Ф. Лукницкая

ДЕСМИДИЕВЫЕ ВОДОРОСЛИ *(DESMIDIALES)* КАК ОБЪЕКТ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С 6 рисунками

A. F. LUKNITSKAYA. ALGAE *DESMIDIALES* AS OBJECT OF MORPHOLOGICAL INVESTIGATION

Статья представляет обзор литературы по морфологической изменчивости у десмидиевых водорослей в природных и экспериментальных условиях. Рассматриваются следующие вопросы: изменчивость формы и симметрии клеток, структуры оболочки и ядра клетки под влиянием различных факторов, тератологические изменения и другие вопросы.

Десмидиевые водоросли представляют собой весьма своеобразную группу отдела зеленых водорослей (*Chlorophyta*), оцениваемую в большинстве классификаций таксономическим рангом порядка. Пор. *Desmidiales* является самым обширным в пределах *Chlorophyta* и насчитывает в настоящее время около 4000 видов (Bourrelly, 1966). Пожалуй, среди огромного царства пресноводных водорослей десмидиевые имеют самую разнообразную, порою очень сложную конфигурацию клеток.

В основном это одноклеточные микроорганизмы, реже их клетки соединены в цепочки или колонии (например, *Sphaerozosma, Hyalotheca, Desmidium* и др.). Чаще всего клетки десмидиевых водорослей перешнурованы посередине и состоят из двух полуклеток обычно одинакового строения. Клетки имеют, как правило, три плоскости симметрии, так как у них разная конфигурация, с широкой (лицевой) стороны, сбоку и сверху.

Эти водоросли — типичные пресноводные организмы, широко распространенные по всему земному шару. Особенно часто они встречаются в сфагново-осоковых евтрофных и мезотрофных болотах с кислой реакцией среды.

Размножение десмидиевых водорослей происходит преимущественно вегетативным путем, но известен также и своеобразный половой процесс — конъюгация, следствием которого является образование зиготы, прорастающей после периода покоя.

Благодаря большому разнообразию формы клеток, достигающей предела сложности в роде *Micrasterias*, у десмидиевых водорослей уже давно подмечена сильная изменчивость морфологических признаков. Специальных работ, посвященных этому вопросу, ранее 1893 года нам обнаружить не удалось, но отдельные указания на отклоняющиеся от нормы клетки у различных представителей десмидиевых встречаются во многих ранних флористических исследованиях (см., например, Brébisson, 1856;

De Bary, 1858; Jacobsen, 1875; De Wildeman, 1887, 1893, 1894, 1895). Эти морфологические уклонения в основном касаются формы и размеров клеток, внешней структуры оболочки и некоторых других признаков. Впервые в ясной форме об индивидуальной изменчивости (вариабельности) клеток на примере видов *Cosmarium* сообщает Шмидле (Schmidle, 1893). Он подчеркивает, что в пределах одного и того же вида (*C. polonicum*) структура хроматофора постоянна, а форма клетки варьирует в узких границах, тогда как наружная скульптура оболочки очень сильно подвержена изменениям.

Наиболее наглядным типом изменчивости морфологических признаков у десмидиевых водорослей является изменчивость формы клеток, что особенно хорошо заметно у сложно дифференцированных форм (например, у *Staurastrum, Euastrum, Micrasterias*). Вслед за Шмидле (1893) подробные и тщательные наблюдения над десмидиевыми водорослями в природных условиях были проведены Вестом (West, 1899). По его мнению, изменение окружающих условий не может влиять на видовые признаки, если только эти условия не действуют в течение длительного периода времени. Вест подчеркивал, что в природных условиях наибольшее число вариаций встречается среди самых обычных и широко распространенных видов, и чаще всего они касаются расположения и структуры орнаментации оболочки. Подробно изучив 19 видов из родов *Penium*, *Euastrum*, *Micrasterias*, *Xanthidium*, *Cosmarium*, *Staurastrum* и *Artrodesmus*, автор устанавливает у них параллелизм модификаций.

У клеток *Micrasterias,* обладающих сложными очертаниями, морфологическая изменчивость наиболее ярко проявляется в различной конфигурации аналогичных лопастей на его полуклетках. Так, Штанге (Stange, 1908), исследовав 18 видов этого рода, выделил в пределах каждого из них от 2 до 12 форм. Тейлинг (Teiling, 1956), проследив в течение 5 лет вариабельность *Micrasterias mahabuleshwarensis,* обнаружил у этого вида большое количество отклонений от типа — наличие аномалий либо у одной, либо у обеих полуклеток. Аномальные экземпляры *M. rotata,* характеризующиеся неправильным развитием боковых и полярных лопастей, наблюдала в Татрах Коль (Kol, 1933). Дюселье (Ducellier, 1915) при изучении десмидиевых Швейцарии установил два типа изменчивости — неустойчивые уклонения — модификации, зависящие, по его мнению, от условий среды, и изменчивость, приводящую к образованию близких, но постоянных вариететов.

Изменения формы и разморов клеток могут быть весьма различной степени, достигающей иногда уровня уродства. Они являются либо следствием изменения физиологического состояния клеток под влиянием физико-химических условий среды, либо результатом неправильного клеточного деления. Комер сообщает, что *Cosmarium punctulatum* настолько изменчив, что зачастую напоминает *C. margaritiferum* и *C. botrytis,* а иногда даже встречаются формы, у которых одна полуклетка напоминает первый вид, а другая — второй (Comère, 1907). Подобное же явление наблюдала Высоцка у *Cosmarium perforatum* var. *rauchii* (Wysocka, 1963). У клеток этого вида, собранных недалеко от Варшавы, наблюдалась изменчивость не только в форме основных углов полуклеток, но также и в соотношении их длины и ширины клеток, в пунктуации клеточной стенки, числе и расположении на ней ямок. Примером значительного размаха изменчивости могут служить и представители вида *Euastrum humerosum*, о которых недавно подробно сообщал в своей статье Ленценвегер (Lenzenweger, 1970). Автор указывает, что морфологичесние отклонения у отдельных особей этого вида иногда заходят настолько далеко, что подобные экземпляры явно напоминают вид *E. didelta.*

Иногда возникающие изменения формы клеток закрепляются в последующих поколениях и тогда это приводит к описанию новой разновидности или даже вида. Так, недавно Брендхам (Brandham, 1967)

описал новый асимметричный по строению клетки вид *Cosmarium dolabriforme* и новую разновидность *Euastrum bombayense* var. *gracile*.

Ввиду большой лабильности в очертаниях клеток у десмидиевых водорослей до сих пор возникают серьезные затруднения при их определении (см. Broock, 1967). Огромный размах полиморфизма этих водорослей, под которым еще Шода понимал свойство водорослей «перевоплощаться» в различные формы без изменения природы вида (Chodat, 1909), привел к описанию очень большого количества форм, разновидностей и видов. Дюселье (1915) писал, что у «...десмидиевых наряду с множеством индивидуумов, которые всегда встречаются и всюду идентичны, существует огромное количество форм, переходных от одного типа к другому, место которых сомнительно, и бывает трудно установить, что многообразие морфологических признаков целиком учтено наблюдателем» (стр. 75—76). Недавно Ружичка (Ružička, 1960), изучив морфологическую изменчивость *Cosmarium laeve* var. *laeve* f. *majus*, пришел к следующему выводу: несмотря на то что отдельные «пограничные» формы (Grenzformen) этой водоросли морфологически существенно отличаются друг от друга, они все же принадлежат к одному внутривидовому таксону. Свой вывод он подкрепляет статистическими данными, и такой подход, видимо, применим ко многим таксонам, считающимся самостоятельными. Об этом же говорят и результаты наблюдений случаев полиморфизма у водорослей из рода *Xanthidium* (Mattos Bicudo, Carvalho. 1969). Изучение почти 1300 образцов видов и разновидностей этого рода выявило их огромную изменчивость; это позволило авторам сделать вывод, что большинство форм следует рассматривать как синонимы, относящиеся к одной разновидности. Существенные сезонные вариации у *Staurastrum paradoxum* отмечал еще Рейнольдс (Reynolds, 1940). Последние выражались в трех формах: бирадиальной — два отростка на каждой полуклетке, трирадиальной — три отростка на каждой полуклетке и промежуточной — два отростка на одной и три на другой полуклетке. Кроме того, была выявлена зависимость встречаемости этих форм от времени года и доказано, что трирадиальная форма происходит от бирадиальной. У *Staurastrum sebaldii* var. *ornatum*, найденном в Центральной Африке, была обнаружена еще более значительная вариабельность в количестве выростов (2/2, 3/3, 4/4 с восемью различными комбинациями), причина которой пока не установлена (Lind, Croasdale, 1966). Подобное явление наблюдалось и у *St. bibrachiatum*, собранном в Италии и США (Grönblad a. Scott, 1955). Так же как и Рейнольдс (1940), Грёнблад и Скотт выделяют три типа вариаций, связанных с количеством и расположением отростков. Виллере (Villeret, 1951) собрал в дистрофном водоеме *Staurastrum furcatum* и *St. inflexum*, среди клеток которых было много уродливых и незрелых. Автор считает, что эти отклонения от нормы (несоответствия между делением клеток и их морфогенезом) связаны с изменением химического состава воды. Хайманс (Heimans, 1942) обнаружил среди обильных в Голландии десмидиевых из рода *Micrasterias* отклонения от нормальных клеток различной степени вплоть до уродств. Он выделяет два типа отклонений в бирадиальной симметрии, приводящих к трирадиальной симметрии. В первом случае полуклетка имеет неправильную форму, а во втором — полуклетка принимает правильную треугольную форму. Первый случай наблюдался у *M. truncata*, второй — у *M. mahabuleshwarensis*. Интересно, что во всех случаях лишь одна полуклетка обнаруживает аномалию, причем отклонения эти являются случайными, не передаются при клеточном делении.

Что касается изменений в структуре оболочки, то они встречаются довольно часто и особенно ярко выражены у таких родов, как *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Xanthidium* и некоторых других. У *Cosmarium punctulatum* попадаются полуклетки с гладкой оболочкой, у которых совершенно отсутствует орнаментация (Comère, 1907); у *C. polonicum* грануляция очень изменчива, но закономерность в распределении точек имеется (Schmidle, 1893). Недавно были обнаружены прозрачные оболочки

у 12 видов десмидиевых водорослей из родов *Euastrum, Staurastrum* и *Cosmarium*. Некоторые представители имели даже клетки с двумя-четырьмя оболочками. Форма этих оболочек сходна с очертаниями клетки, однако природа их пока не выяснена (Wasylik, 1962). Иногда даже на оболочке у *Micrasterias,* обычно гладкой, образуются бородавки, которые Лапорт считает случайными образованиями патологического характера (Laporte, 1931).

Чтобы проследить динамику вида у десмидиевых водорослей, нужно, по мнению Дюселье (1915), выявить многообразие его форм, классифицировать их и изучить. Особенно интересны среди этих форм так называемые «смешанные» формы (mixtes formes), которые автор довольно подробно изучил у *Euastrum didelta* и *E. insigne.* В основном эти формы возникают в результате приостановки деления на одной из его фаз. Так, у *E. didelta* можно найти следующие «смешанные» формы: 1) ти-

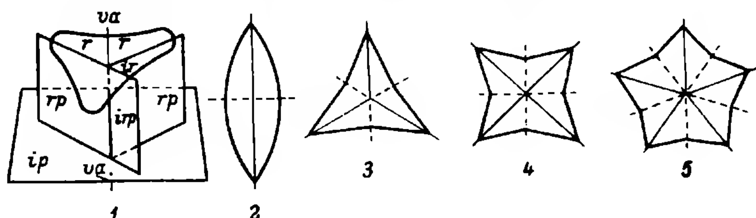


Рис. 1.

1 — стереограмма элементов основной структуры полуклетки десмидиевых: *va* — вертикальная ось, *ip* — плоскость перешейка, *r* — радиусы, *ir* — межрадиум, *rp* — радиальные плоскости, *irp* — межрадиальная плоскость; *2—5* — плоскости симметрии дву-, пятирадиальных десмидиевых при рассматривании их сверху (по Teiling, 1957).

пичная полуклетка и равная ей по размерам атипичная полуклетка: 2) типичная полуклетка и молодая, образовавшаяся при делении полуклетка, сильно отличающаяся от формы, которую она должна принять после завершения развития; 3) типичная полуклетка и полуклетка, приобретающая форму, характерную для другого вида. Последующее развитие этих «смешанных» форм, если клетки делятся дальше нормально, может идти двумя путями: 1) молодая нолуклетна, возникающая от атипичной полуклетки, принимает такую же форму, как и материнская, вследствие чего образуется новая форма; ее вполне можно принять за особый вид, которому не свойствен «смешанный» характер; 2) полуклетка, возникшая от атипичной полуклетки, принимает черты, характерные для исходной формы вида, благодаря чему реконструируется «смешанная» форма. Канэцуна (1955) обнаружил десмидиевые водоросли, деление которых иротекало, виднмо, без образования перегородок в перешейке. В результате этого *Cosmarium punctulatum, C. subcrenatum, Staurastrum glabrum* и *St. quadrangulare* делились на три части, а один экземпляр *C. punctulatum* даже на пять частей.

Быстрое деление клеток приводит обычно к образованию дегенеративных форм. Так, Плайфер (Playfair, 1910) заметил, что *Micrasterias truncata* var. *decemdentata* после шести ускоренных делений дал три отчетливых дегенеративных формы, которые через несколько поколений возвратились к форме исходной разнонидности. Очень подробно исследовал асимметрию у клеток десмидиевых Тейлинг (1957, см. рис. 1). Среди форм с вертикальной асимметрией он выделил ряд типов, одним из которых является дихотипия (dichotypy), соответствующая «myxed formes» Нордштедта, Плайфера и др. Другой тип — универтикальная (univertical) асимметрия, обнаруженная у *Amscottia mira* (Grönblad a. Kallio, 1954), выражается в том, что выросты у клеток изогнуты в общем в одном направлении. Далее он различает торзионную асимметрию — особый случай вертикальной асимметрии, проявляющейся в скручивании полуклеток; латеральную асимметрию, встречающуюся обычно у более сложно

организованных родов (*Micrasterias, Xanthidium*), связанную с удвоением или уменьшением числа выростов, шипов и т. п., и асимметрию тела, классическим примером которой является *Closterium*, имеющий только одну вертикальную плоскость симметрии; у этого рода известны асимметричные спиральноизогнутые и сигмоидные формы (например, *Cl. acerosum* var. *variabile*). Кроме того, Тейлинг отмечает, что среди десмидиевых водорослей есть постоянно асимметричные виды и формы, например у *Closterium, Nothocosmarium, Oocardium, Phymatodocis irregulare*. Недавно Брендхам (1967) описал два новых представителя подобного типа у *Cosmarium* и *Euastrum*.

Наряду с изучением внешних морфологических признаков клеток десмидиевых водорослей исследовалось, правда в значительно меньшей степени, внутреннее строение клетки — в частности, хроматофор, его форма, положение и число пиреноидов. Первым обратившим серьезное внимание на хроматофор был Люткемюллер (Lütkemüller, 1893). Однако работ, посвященных детальному изучению хроматофора у десмидиевых в плане морфологической изменчивости, нам выявить не удалось. Авторы более ранних работ, например Шмидле (1893), высказывали мнение, что структура хлоропласта у одного и того же вида постоянна. Подобного мнения придерживался в свое время и Вест (1899). Но он все же отметил, что у некоторых особей наблюдались отклонения в числе пиреноидов. Кроме того, отмечалось, что у водорослей, содержащихся некоторое время в стеклянном сосуде, появлялись какие-то небольшие гранулы, движущиеся по всей клетке; при этом наблюдалась сильная вакуолизация ее.

Кроме данных чисто описательных работ об изменчивости морфологических признаков у десмидиевых водорослей в природе имеется много сведений об экспериментально вызванной изменчивости. Так, Борге (Borge, 1896), выдерживая клетки *Closterium moniliferum* в дистиллированной воде, получил s-образную форму. Исходя из этого, он высказал предположение, что *Cl. sigmoideum* являются не самостоятельным видом, а только s-образной формой какого-то другого вида *Closterium*. *Cosmarium* sp., культивировавшийся этим исследователем в водопроводной воде, через 10 дней давал дочерние клетки, отличающиеся от исходных. Аналогичное явление наблюдалось и у *Cosmarium botrytis*, у которого после двух месяцев культивирования было отмечено 16 различных форм. Однако эти данные нуждаются в проверке. Как подчеркивал еще Шода (Chodat, 1909), без овладения методом чистых культур десмидиевых водорослей изучать их изменчивость нельзя.

Данные, накопленные при изучении изменчивости десмидиевых водорослей в экспериментальных условиях, довольно многочисленны, но во многом еще противоречивы. Так, под влиянием изменения температуры Дефландр (Deflandre, 1925) обнаружил у трех видов *Closterium*, сохранявшихся долгое время в чистой культуре на питательном растворе, сигмоидные формы. Брендхам и Гудвард показали, что низкая температура благоприятствует образованию квадрирадиальных форм у *Staurastrum polymorphum*, а высокая — трирадиальных (Brandham, Godward, 1965). Эти наблюдения совпадают с данными Рейнольдса (Reynolds, 1940), который изучал естественную популяцию *Staurastrum paradoxum*. Ондрачек (Ondraček, 1936), изучив в культуральных условиях 18 клонов *Cosmarium botrytis, C. impressulum* и *Closterium acerosum*, обнаружил, что в благоприятных условиях культуры клоны в общем однородны — форма и величина клеток в пределах клонов практически не менялись, и лишь с ухудшением условий появлялись морфологические различия между клетками. При недостатке железа в клональной культуре *Micrasterias denticulata* наблюдалась задержка роста, повреждение клеток и изменение формы пластид. Однако достаточно было добавить недостающее количество железа, как через некоторое время после ряда последовательных делений форма и нормальные размеры клеток восстанавливались. Вероятно, подобные изменения говорят о большом

влиянии железа, находящегося в среде, на метаболизм клетки (Hygen, 1943).

Целая серия работ посвящена изучению процесса формообразования клеток в зависимости от воздействия тех или иных факторов. Так было показано, что существенное влияние на клетку оказывает изменение тургорного давления, приводящее к нарушению процесса формообразования (Kiermayer u. Jarosch, 1962). Увеличение тургорного давления даже на короткое время (приблизительно на 1 час) приводит к удвоению числа боковых лопастей у *Micrasterias potata.* Далее Кирмайер (Kiermayer, 1965) установил, что при недостаточном тургорном давлении блокируется рост перегородки при делении клетки и уже на самой ранней стадии развития клетки после деления ядра ее стенки уплотняются. В значительной мере нарушают процесс формообразования и такие факторы, как холод, вибрация, неблагоприятное освещение. Заметные нарушения

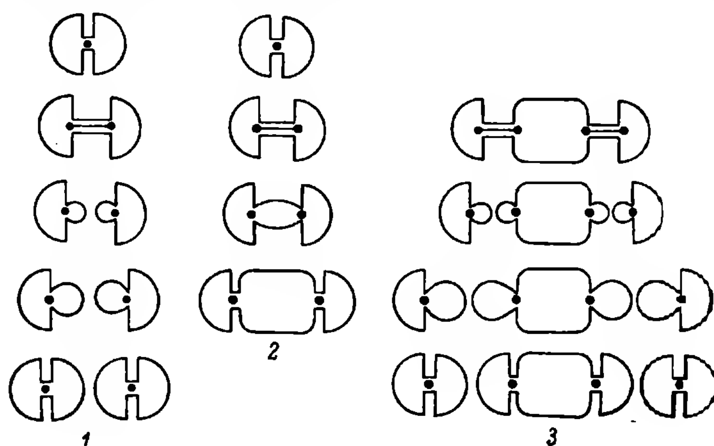


Рис. 2. Схема деления клетки десмидиевых.

1 — деление нормальной клетки, *2* — образование гигантской клетки, *3* — деление гигантской клетки (по Rosenberg, 1940).

в формообразовании клеток у *Micrasterias* наблюдались при интенсивном локальном облучении ртутной лампой (Jarosch u. Kiermayer, 1962). В частности, облучение, направленное точно на поверхность ядра, приводит у *M. rotata* к изменению скульптуры и очертаний оболочки, особенно в области полярных лопастей. Одностороннее световое облучение протоплазмы обеих молодых полуклеток у *M. rotata,* особенно на поздних стадиях развития, вызывает образование асимметричных клеток. Кроме того, при облучении ядра с прилегающей протоплазмой наблюдается задержка роста.

Интересный случай аномального формообразования представляет возникновение гигантских клеток. В исследовании Розенберга (Rosenberg, 1940) в клональной культуре *Micrasterias americana* (по-видимому, уже старой) приблизительно 10% клеток в неблагоприятных условиях развивались в гигантские клетки с двумя ядрами, расположенными в перешейке. Затем, в результате деления, образовывались две нормальные дочерние клетки и снова одна двуядерная гигантская клетка (рис. 2). Было показано, что в таких же условиях у *M. rotata* и *M. radiata* образования гигантских клеток не происходит. Розенберг подчеркивает, что образование гигантских клеток связано с окружающими условиями и может быть вызвано произвольно, но эти условия сами по себе, по-видимому, не являются специфическими. Здесь мы имеем дело с комплексом факторов, подавляющих деление клетки (цитокинез), но не митоз (кариокинез); этот случай является примером значительной независимости двух процессов, которые обычно тесно связаны, но представляют собой следствие разных причин.

Большое внимание уделяли исследователи процессам взаимодействия ядра с другими компонентами клетки.

Сампайо (Sampaio, 1952), изучив взаимосвязь оболочки и ядра, пришел к выводу, что конъюгация и партеногенез осуществляются под влиянием изменений, происходящих в клеточной оболочке. Старение оболочки, как думает автор, вызывает соответствующие реакции ядра, которые «толкают клетку к конъюгации или партеногенезу». Значительным шагом вперед в этом направлении является исследование Селмана (Selman, 1966), который экспериментальным путем пытался выяснить взаимосвязи ядра с морфологической дифференциацией клетки у *Micrasterias*. Пучок УФ-лучей (диаметром 20 мк) направляли на полностью развитые лопасти клетки, а затем прослеживалось последействие облучения на клетку. Несмотря на то что сразу после этого воздействия (в течение 30 или 60 секунд) лопасти атрофировались, возникавшие новые полуклетки, в ходе последующих делений, были нормальными.

Пятисекундное воздействие направленного на ядро пучка УФ-лучей полностью его анактивировало; после этого происходило деление клетки, но ни утолщения стенок, ни процессов дифференциации не наблюдалось. Было показано также, что динитрофенол вызывает аномальное деление клеток, а при действии актиномицина D возникает такая же картина, какая была обнаружена при регенерации клетки после действия УФ-лучей на ядро.

Под влиянием антибиотиков происходят значительные изменения в структуре клетки *Micrasterias*. Так, после обработки культуры этой водоросли стрептомицином и лейкомицином наблюдались заметные отклонения в структуре хлоропластов и пиреноидов (Drawert u. Mix, 1960, 1961a). Кроме того, с помощью электронного микроскопа удалось проследить те изменения в структуре хлоропластов, которые, вероятно, связаны с особым механизмом деления пластид (Drawert u. Mix, 1961б).

Антибиотики вызывают у десмидиевых водорослей более или менее сильные изменения признаков. Турт (Tourte, 1967, 1968), изучавшая влияние актиномицина D на *Micrasterias fimbriata*, отмечает различные типы аномалий роста и формирования полуклеток (при этом они всегда становятся более мелкими) и вариации очертаний их лопастей. Для восстановления нормального морфогенеза, по-видимому, достаточно нескольких делений.

Специальные исследования посвящены нарушениям процессов деления ядра в клетке, приводящим к полиплоидии и связанным с ней изменениям размеров клетки, ее симметрии и т. п. Брендхам (1965а), изучая деление клеток и конъюгацию у десмидиевых из родов *Cosmarium*, *Staurastrum* и *Xanthidium* в условиях культуры, обнаружил двуядерные клетки, которые морфологически были сходны с нормальными клетками того же вида, хотя иногда отличались несколько более крупными размерами. При этом было замечено, что по крайней мере одно вегетативное деление таких двуядерных клеток происходит без последующего слияния ядер, так что снова получаются двуядерные клетки. При конъюгации таких клеток с нормальными образуется трехъядерная зигоспора, и только после этого осуществляется слияние ядер. Прорастание такой зиготы идет нормально вплоть до последней стадии, когда вместо обычных двух клеток образуются три. Этим же автором в условиях культуры были искусственно получены четыре диплоидные формы и один вероятный тетраплоид (Brandham, 1965б).

Брендхам и Гудвард изолировали трирадиальные формы *Cosmarium botrytis* и *C. botrytis* var. *tumidum*. Культуры, содержащие только бирадиальные клетки, поддерживались годами, но никогда не было обнаружено трирадиальных форм среди вегетативных клеток, а только у прорастающих зигоспор. Оказалось, что, несмотря на полную фертильность этих трирадиальных форм, их признаки не передаются половым путем. Размеры трирадиальных клеток не отличаются от бирадиальных, поэтому они, по всей вероятности, не диплоидные (Brandham a. Godward, 1964).

Позднее выводы Брендхама и Гудвард о возникновении трирадиальных форм были подтверждены в опытах с другой разновидностью космариума — *Cosmarium botrytis* var. *depressum* (Tews, 1969).

Наибольшее число работ, посвященных взаимосвязи ядра и морфогенеза клетки, проведено в Финляндии Каллио с сотрудниками. Все исследования были осуществлены на одном из морфологически наиболее

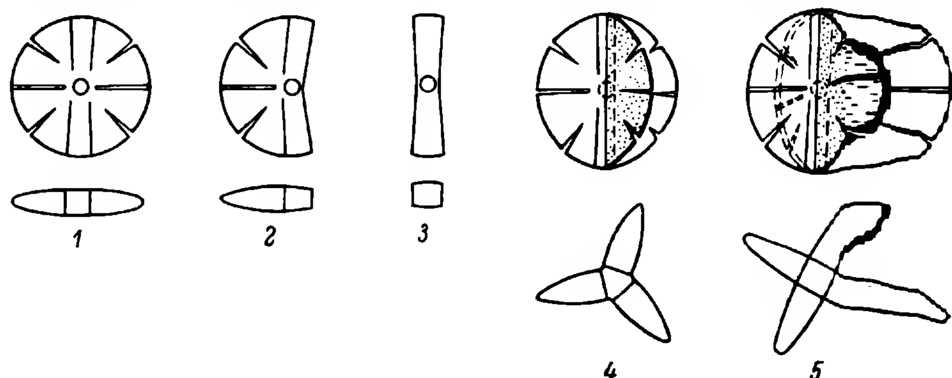


Рис. 3. Различные виды клеток *Micrasterias* при рассматривании их с лицевой стороны и сверху.

1 — бирадиальная, *2* — унирадиальная, *3* — арадиальная, *4* — трирадиальная, *5* — квадрирадиальная (по Kallio, 1968).

дифференцированных представителей десмидиевых водорослей — *Micrasterias*. Морфологическая дифференциация обычной галлоидной клетки этого рода и возможные случаи симметрии представлены следующими схемами (рис. 3 и 4). В одной из первых работ этой серии Каллио (Kallio, 1949) воздействовал на культуры водорослей *Micrasterias thomasiana*, *M. angulosa*, *M. radiata*, *M. crux-melitensis* и ряда других видов

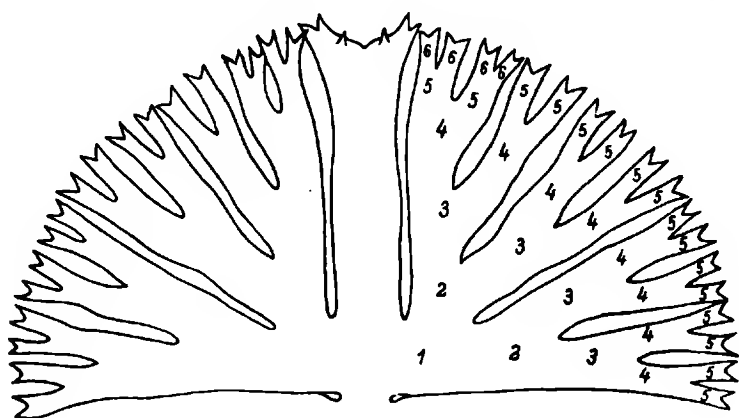


Рис. 4. Морфологическая дифференциация боковых лопастей полуклетки *Micrasterias sol* (по Косинской, 1960).

в момент деления ядер, резким охлаждением их до 2—5°, нагревом до 36°, а также гальваническим током и центрифугированием. В результате были получены гигантские клетки двух типов: I тип — перегородка не образуется и два ядра лежат в перешейке; II тип — перегородка образуется, но в одной полуклетке помещаются оба ядра, а в другой ни одного. Оказалось, что образующаяся затем безъядерная клетка способна жить не более 24 часов (Kallio, 1949). Позже Каллио (Kallio, 1951), воздействуя различными веществами, снова получил у *Micrasterias thomasiana* var. *notata* двуядерные клетки нескольких типов, различающихся расположением ядер. Такие двуядерные клетки Каллио рассматривает

в качестве промежуточной стадии, приводящей к диплоидным формам, так как во время деления образуется два диплоидных ядра (может быть вариант с двумя гаплоидными ядрами и одним диплоидным). Клетки в этом случае остаются симметричными, но лопасти новых полуклеток становятся более простыми по форме. Между диплоидами и гаплоидами *Micrasterias*, согласно наблюдениям Каллио (Kallio, 1951), существует различие не только в размерах. Плоскости симметрии диплоидных клеток не совпадают с таковыми гаплоидных, у диплоидов наблюдается тенденция к удвоению числа лопастей, количество пиреноидов также двойное. Различен и интервал между делениями: у диплоидов четыре—пять дней, у гаплоидов — три. Диплоидная форма более чувствительна к высокой и низкой температуре. Полиплоидия форм у *M. thomasiana* приводит к образованию три- и квадрирадиальных форм (Kallio, 1951). Было показано также, что унирадиальная форма, например у *M. rotata* var. *evoluta*, возникает не от нормальной гаплоидной клетки, а от штамма «pygmy» с клетками очень небольшого размера (по сравнению с обычными клетками). По-видимому, эти клетки имеют гипогаплоидный набор хромосом (гаплоидный набор, в котором отсутствует одна или несколько хромосом). Позже выяснилось, что унирадиальные формы могут легко ремутировать в нормальные бирадиальные формы (Kallio, 1954). По данным Каллио (Kallio, 1956), у *Micrasterias torreyi* время между двумя последовательными делениями составляет около пяти дней и деление происходит в темноте через три-четыре часа после начала темнового периода. В зависимости от отношения клеток *Micrasterias* к продолжительности освещения автор делит их на виды «короткого» и «длинного» дня. К первым относятся, например, *Micrasterias torreyi* и *M. fimbriata*, а ко вторым — *M. angulosa*.

Рассматривая связь между ядром и цитоплазматическими структурами у *Micrasterias*, Каллио (1959) подчеркивает, что размеры ядра зависят от возраста клеток (на стадии пост-телофазы ядра всегда меньше, чем на стадии профазы). Кроме того, он отмечает, что ультрафиолетовая радиация в определенных дозах может приводить к элиминации влияния ядра на морфологическое развитие клетки.

Позднее, разрабатывая вопрос о морфогенезе у *Micrasterias*, Каллио (1968) сделал ряд важных выводов. Объектом этих исследований у него был *Micrasterias sol*. На морфогенез этой водоросли он воздействовал ультрафиолетовым облучением (за стандартную дозу, действующую во время митоза, была принята доза, вызывающая появление типичной трехлопастной формы приблизительно после 5 минут облучения). Оказалось, что результат действия УФ-облучения зависит от фазы ядерного деления, на которую действует этот фактор. Так, например, клетки, облученные во время интерфазы, часто в известной мере адаптировались к УФ; об этом свидетельствовало то, что облучение их летальной дозой приводило к образованию новых безъядерных полуклеток, длительность жизни которых увеличивалась (некоторые безъядерные клетки даже делились). Следовательно, подчеркивает автор, УФ-облучение останавливает морфологическую дифференцировку клетки, но не рост. Не наблюдалось последействия облучения перед антефазой[1] на морфологическое развитие полуклеток. В цикле развития *M. sol* Каллио (1968) выделяет две стадии, резко отличающиеся по чувствительности к УФ-облучению — стадию деления и интерфазу.

Степень изрезанности боковых лопастей обычно увеличивается с увеличением количества ядер. Число морфологических элементов также возрастает с увеличением количества ядер и тогда от обычных бирадиальных форм возникают три- и квадрирадиальные формы. Они известны в природе у *Micrasterias thomasiana*, *M. rotata*, *M. torreyi*, *M. angulosa* (Kallio, 1960). Позже было показано, что с уменьшением количества ядер уменьшается и количество морфологических элементов. Это было

[1] Фаза, непосредственно предшествующая началу профазы.

продемонстрировано на примере *M. torreyi*. Изучая различные типы клеток *Micrasterias* (нормальные клетки с двумя гаплоидными ядрами, тройные клетки с гаплоидными ядрами, диплоидные клетки различных типов, гетерокариотические клетки), Каллио (1961) обнаружил, что унирадиальные гаплоидные клетки делятся более медленно, чем нормальные бирадиальные гаплоидные клетки. Кроме того, подчеркивает автор, для каждого вида характерна своя скорость митотического цикла, которая очень чувствительна к изменению внешних условий. У нормальных клеток *M. thomasiana* var. *notata* митотический цикл длится 3—4 дня, в старых культурах (32-дневные) — приблизительно 5—8 дней, у *M. torreyi* минимальная длительность его 4—6 дней при 17° и 3—4 дня при 22°, у *M. rotata* var. *evoluta* — 4—7 дней при 22°. У гетерокариотических клеток *M. torreyi* митотический интервал был равен 9 дням, в то время как

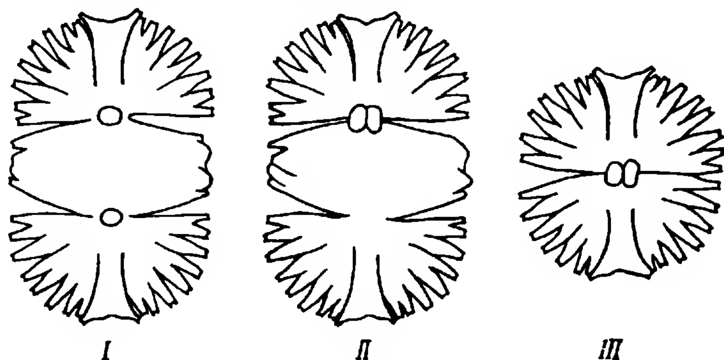


Рис. 5. Три различных типа двуядерных клеток у *Micrasterias torreyi* (*I*, *II*, *III*) (по Kallio, 1956).

у диплоидных — 11 дней, а у гаплоидных — 8 дней. Самым характерным отличием между гаплоидом и диплоидом автор считает более длинный митотический цикл последнего.

Различия в жизнеспособности штаммов разных видов при воздействии внешних агентов Варис связывает с различиями в количестве хромосом. Так, гипергаплоидные штаммы *M. rotata*, имеющие около 200 хромосом, являются жизнеспособными (один из таких штаммов жил в течение пяти лет), в то время как штаммы *M. thomasiana* с набором в 34—35 хромосом всегда погибали (Waris, 1958).

Под влиянием некоторых химических агентов — аминокислот, сахаров и других у *Micrasterias* происходят изменения в ядре, которые приводят к образованию диплоидных или гипергаплоидных штаммов. Варис и Каллио (Waris a. Kallio, 1957) пытались дать этим явлениям биохимическое объяснение на основании изучения ферментативной системы.

Исследуя морфогенез у *Micrasterias*, Варис и Каллио (1964) показали, что существуют устойчивые дефекты формы, которые приводят к появлению унирадиальных или арадиальных клеток. При центрифугировании во время телофазы образуются безъядерные клетки, в то время как низкая и высокая температура, продолжительное освещение и динитрофенол вызывают развитие сложных клеток типа I и II (рис. 5).

Под влиянием различных факторов происходят изменения и в хромосомном наборе. Так, полиплоидные формы известны у *Micrasterias thomasiana*, *M. rotata*, *M. radiata*, *M. ceratophora*, *M. papillifera*, *M. sol*, *M. americana*, *Pleurotaenium trabecula*, *P. miniatum* и *Closterium malinvernianum*. Кроме того, иногда после центрифугирования наблюдались случаи анэуплоидии (увеличение или уменьшение числа хромосом, некратное гаплоидному числу). Действие ультрафиолетовой радиации на клетки *Micrasterias* может быть очень различным в зависимости от дозы и длительности экспозиции. Если УФ-облучение (стандартная доза) было проведено на стадии метафазы, то новые клетки становились безъядерными.

Все эти данные согласуются с теорией цитоплазматической дифференциации клеток, разработанной Варисом и Каллио (Kallio, 1968). Согласно этой теории, у клеток *Micrasterias* имеются три плазматических тяжа, которые участвуют в формировании боковых и полярных лопастей. Число этих тяжей строго постоянно, а число их в дочерних клетках коррелирует с числом в родительской клетке. Выясиено, что билатеральная симметрия зависит от некоторых структурных элементов, которые не могут образовываться в цитоплазме de novo. Авторами приводятся убедительные аргументы в пользу этой теории; например, ее подтверждают данные о происхождении унирадиальных долей; данные о передаче различной формы потомству через многочисленные деления клеток (причем возникший дефект всегда сохраняется на той же стороне клетки, что и у родительской). В клональной культуре *Micrasterias americana* с арадиальными клетками не было возврата к нормальным клеткам. Подытоживая полученные данные, Каллио выдвигает две точки зрения о механизме морфогенеза у *Micrasterias*. Согласно первой — существует особый тип наследственности («special heredity»), связанный с видоспецифическим контролем и передачей контрольного механизма от родительского поколения клеток дочернему. Исследования в этой области имеют цель проследить путь ДНК и специфику ее структуры, которая делает возможным передачу генетического кода от одного поколения клеток другому. Согласно второй точке зрения, имеется «основная наследственность» («main heredity»), обеспечивающая генетичесий контроль развития плазмы и проявление его в фенотипе клеток. Эта часть наследственности связана главным образом с РНК и синтезом специфических белков.

Следует особо остановиться на тех морфологических аномалиях у десмидиевых, которые не учитываются систематиками и относятси имн к уродствам. Здесь прежде всего надо отметить, что очень часто одни и те же изменения одни авторы рассматривают как аномалии, другие — как уродства, хотя провести резкую границу между аномалиями и уродствами практически невозможно. Тан, Коль (1927), наблюдая и исследуя материал из Высоких Татр, обнаружила много аномально развитых особей *Closterium intermedium* и *Cl. striolatum*. В отличие от типичных форм у них были короткие и изогнутые концы клеток. Несколько лет позднее там же Коль наблюдала развитие клеток *Micrasterias rotata*; у одних главная ось была скручена, у других отклонения от нормы были обнаружены в боковых и полярных лопастях. Автор допускает, что это связано с изменением pH в среде, к которому очень чувствителен *Micrasterias* (Kol, 1933).

Дюселье (1915), рассматривая аномальные формы, считает, что они могут возникать под воздействием внешних факторов (например, резкой смены тепла и холода), в результате травм и при поражении хитридиевыми грибами. Так, у клеток *Euastrum didelta* он наблюдал форму с «лишним» промежуточным участком между полуклетками.

Лапорт (Laporte, 1931) делит все тератологические изменения на две подгруппы: 1) изменения как результат аномального деления и 2) аномальные формы как таковые. Среди второй подгруппы он выделяет формы гипертрофированные, атрофированные и промежуточные между ними. Автор подчеркивает, что аномалии бывают чаще всего у одной из полуклеток и очень редко у обеих одновременно. Гипертрофия обычно встречается у *Euastrum*. У *Cosmarium* известен только один вид — *C. subcucumis* с удвоением полуклетки. Гипертрофия с удвоением одной из полуклеток обычно очень редка, за исключением родов *Euastrum* и *Micrasterias*. Атрофия встречается у *Cosmarium, Micrasterias,* редко у *Closterium*. Среди среднеазиатских видов *Cosmarium* П. А. Баранов (1926) наблюдал клетки, состоящие из трех частей (две полуклетки и промежуточный участок), с двумя ядрами. Совсем недавно в Индии был обнаружен представитель рода *Cosmarium,* вегетативное тело которого состояло из пяти полуклеток, каждая из которых содержала хроматофор с одним пиреноидом (рис. 6). Аномальное развитие клетки, по-видимому,

вызвано нарушениями во время деления, в результате чего образовались три новые полуклетки, связанные с материнскими полуклетками (Prasad, Mehrotra, 1970).

Вследствие аномального деления часто возникают многоядерные формы.

Подробно аномальные явления, приводящие к уродствам, осветил Лефевр (Lefèvre, 1939). Формы с асимметричными отклонениями (аномалиями) он называл уродствами. Уродливые формы клеток часто встречаются в культуре.

Количество аномальных форм, возникающих в культуральных условиях, больше, чем обнаруживается в природе, так как концентрация веществ в культуре обычно значительно выше. Все аномальные и уродливые формы при устранении причин, их вызвавших, могут возвращаться к нормальным. Так, анормальная клетка *Cosmarium ochtodes* уже через два деления возвращается к своей типичной форме. Лефевр склонен считать, что все уродства есть результат неправильного клеточного деления (Lefèvre, 1939).

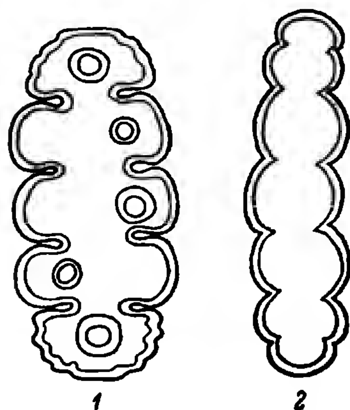


Рис. 6. Аномальная клетка *Cosmarium* sp.

1 — лицевая сторона, *2* — сбоку (по Prasad и др., 1970).

Недавно появилась работа Ленценвегера (1968) об особой форме уродливости у клеток десмидиевых водорослей. Известно, что при нормальном делении каждая из двух дочерних клеток получает одну полуклетку от материнской клетки, а вторая полуклетка образуется заново. После завершения развития обе дочерние клетки отделяются друг от друга и первоначальная (материнская) оболочка исчезает. В случае аномального деления, часто наблюдаемого в природе, образование новых полуклеток идет нормально, но после окончания деления дочерние клетки остаются связанными друг с другом. Затем начинается асимметричный рост. По мнению Ленценвегера, у родов десмидиевых с менее дифференцированными клетками (например, *Cosmarium*) подобная форма уродства представляет собой симметричное образование. Вероятно, это связано с отсутствием у таких родов боковых лопастей. Какие именно факторы ответственны за возникновение подобного рода уродств, пока не ясно, но установлено, что это связано с ранними стадиями клеточного деления. В отличие от употребляемого до сих пор термина для подобного рода аномалий «уродства вследствие задержки деления» (Missbildungen durch Teilungshemmung), Ленценвегер (1968) предлагает называть их «аномалия деления вследствие изъяна в перегородке» (Tellungsanomalie durch Septumsmangel).

Подводя итог всему вышесказанному, следует указать на важность подбора комплекса критериев для разграничения видов у десмидиевых водорослей с учетом морфологических, физиологических и биохимических признаков. Кроме того, совершенно необходимо изучение организмов в естественных местообитаниях. Об этом в свое время много писал Лефевр (1939). Он подчеркивал также, что нельзя переоценивать значение клональных культур, так как иногда в этих условиях возникают гипертрофированные признаки (по сравнению с природными условиями).

Культуры необходимы для выяснения многих вопросов при изучении вида у десмидиевых, в частности варьирования его признаков, так как у этой группы водорослей очень трудно установить границы вида из-за его полиморфизма. Изучение полиморфизма должно разгрузить систематику от многих лишних (несуществующих) таксонов. И в этом случае, — пишет Лефевр (1939), — метод клональных культур сыграет большую роль.

Для выяснения нормы реакции вида у десмидиевых водорослей необходимы чистые культуры, а также подбор модификаций и различных комбинаций сред для установления признаков, которые являются наиболее устойчивыми. Вероятно, для этого необходим учет не только обычных морфологических признаков, но также цитологических и биохимических данных.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1926). Случай двуядерности у *Cosmarium*. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., 13. — Канэцуна. (1955). Аномальное деление десмидиевых водорослей. Collectt. a. Breed., 17, 3 (цит. по РЖБ, № 3, 1957, 9720). — Косинская Е. К. (1960). Десмидиевые водоросли. Флора споровых растений, 5, 1. — Borge O. (1896). Über die Variabilität der Desmidiaceen. Ofversigt Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl., 4. — Bourrelly P. (1966). Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. I. Les algues vertes. — Brandham P. E. (1965a). Formation, division and conjugation of multinucleate cells of desmids. Phycologia, 5, 1. — Brandham P. E. (1965б). Polyploidy in desmids. Canad. J. Bot., 43, 3. — Brandham P. E. (1967). Three new desmid taxa from West Africa, including two asymmetrical forms. Brit. phycol. Bull., 3, 2. — Brandham P. E. a. M. B. E. Godward. (1964). The production and inheritance of the haploid triradiate form in *Cosmarium botrytis*. Phycologia, 4, 2. — Brandham P. E. a. M. B. E. Godward. (1965). The effect of temperature on the radial symmetry of *Staurastrum polymorphum*. J. Phycol., 1, 2. — Brébisson A. (1856). Liste des Desmidiées, observées en Basse-Normandie. Mem. soc. imp. Sci. nat. Cherbourg. — Breock A. I. (1967). Possible Type Material of *Staurastrum avicula* Bréb. Nova Hedwigia, 14, 2—3. — Chodat R. (1909). Etudie critique et expérimentale sur le Polymorphisme des Algues. — Comère J. (1907). Variations morphologiques du *Cosmarium punctulatum*. Bull. soc. bot., France, 54, 42. — Cook Philip W. (1963). Variation in vegetative and sexual morphology among the small curved species of *Closterium*. Phycologia, 3, 1. — De Bary A. (1858). Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. — Deflandre G. (1925). Sur l'existence de formes sigmoïdes parallèles chez plusieurs *Closterium*. Rev. algol., 2, 2. — De Wildeman E. (1887). Observations sur quelques Desmidiées. Bull. soc. bot. Belg., 26. — De Wildeman E. (1893). Quelques réflexions sur les espèces du groupe des Desmidiees. La Notarisa, 3. — De Wildeman E. (1894). Observations sur quelques espèces de la famille des Desmidiées. Ann. soc. Belg. Microscopie, 18. — De Wildeman E. (1895). Sur les variations morphologiques de quelques Desmidiées. Notarisa, 10, 1. — Drawert H., M. Mix. (1960). Der Einfluß von Antibiotica auf die lichtmikroskopische und elektronenmikroskopische Structur von *Micrasterias*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 73, 11. — Drawert H., M. Mix. (1961a). Licht- und elektronenmicroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. V. Über die Variabilität der Chloroplastenstruktur bei *Micrasterias rotata*. Planta, 56, 6. — Drawert H., M. Mix. (1961б). Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. VI. Der Einfluß von Antibiotica auf die Chloroplastenstructur bei *Micrasterias rotata*. Planta, 57, 1. — Ducellier F. (1915). Contribution à l'etude du polymorphisme et des monstruosités chez le Desmidiacées. Bull. soc. bot. Génève, 2 sér., 7. — Grönblad R. a. P. Kallio. (1954). A new genus and a new species among the desmids. Bot. Notiser, 2. — Grönblad R. a. A. M. Scott. (1955). On the variation of *Staurastrum bibrachiatum* Reinsch. as an example of variability in a Desmid species. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 72, 6. — Heimans J. (1942). Triquetrous forms in the genus *Micrasterias*. Blumea, Suppl. II. — Hygen G. (1943). On plastid and cell-form aberrations in *Micrasterias* caused by iron deficiency. Bergens Museums Ärbon, 1. Hefter Naturvitenskap. rekke, 5. — Jacobsen J. P. (1875). Aperçu systématique et critique sur les Desmidiacées du Danemark. Bot. Tidskr., 2 sér., IV. — Jarosch R. u. O. Kiermayer. (1962). Die Formdifferenzierung von Micrasterias-Zellennach lokaler Lichteinwirkung. Planta, 58, 1. — Kallio P. (1949). Artificially produced binuclear, diploid and anuclear Desmids. Arch. soc. zool. bot. Fenn. «Vanamo», 2. — Kallio P. (1951). The significance of nuclear quantity in the genus *Micrasterias*. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fennical «Vanamo», 24, 2. — Kallio P. (1953a). On the morphogenetics of the desmids. Bull. Torrey. bot. club, 80. — Kallio P. (1953б). The effect of continued illumination on the desmids. Arch. soc. zool. bot. Fenn. «Vanamo», 8, 1. — Kallio P. (1954). The morphogenetic studies in *Micrasterias rotata* (Grev.) Ralfs var. *evoluta* Turner (*Desmidiaceae*). Arch. soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo», 8, 2. — Kallio P. (1955). Cytoplasman structuurin merkitys polyploidiailmiössä Micrasterias-tutkimusten valossa. Luonnon Futkija, 59, 5. — Kallio P. (1956). Studies on artificially produced diploid forms of some *Micrasterias* species (*Desmidiaceae*). Arch. soc. zool. bot. Fenn. «Vanamo», 11, 2. — Kallio (1959). The relationship between nuclear quantity and cytoplasmic units in *Micrasterias*. Ann. Acad. sci. Fenn., sér. A, IV, 44. — Kallio P. (1960). Morphogenetics of *Micrasterias americana* in clone cnlture. Nature, 187, 4732. — Kallip P. (1961). Mitotic cycles an dmitogenesis in *Micrasterias*, Cytologia, 26, 2. — Kallio P. (1963). The effects of ultraviolet radiation and some chemicals on the morphogenesis in *Micrasterias*. Ann. Acad. Sci fenn., sér. A, IV, 70. — Kallio P. (1968). On the morphogenetic system of *Micrasterias sol*. Ann. Acad. sci. Fenni., sér. A., IV, 124. —

Kallio P. a. H. Heikkilä. (1968). UV-induced facies change in *Micrasterias torreyi*. Osterr. bot. Zeitschr., Festschr. zum 70. Geburstag von Prof. Dr. Lothar Geitler. — Kiermayer O. (1965). Zur Mechanik der Formbildung von *Micrasterias*. Ber. Deutsch. Bot. Gesel., 78, 11. — Kiermayer O. u. R. Jarosch. (1962). Die Formbildung von *Micrasterias rotata* Ralfs und ihre experimentelle Beeinflussung. Protoplasma, 54, 3. — Kol E. (1927). Kleine teratologische Notiz über einige Closterien-Arten. Hedwigia, 67, 119. — Kol E. (1933). Abnorm entwickelte *Micrasterias rotata* Individuen aus der Hohen-Tatra. Acta biol., 2 (IV), 3. — Laporte L. (1931). Recherches sur la biologie et systematique des Desmidiées. Encyclop. Biol., IX. — Lefevre M. (1939). Recherches expérimentales sur le Polymorphisme et la Teratologie des Desmidiees. Encycl. Biol., XIX. — Lenzenweger R. (1968). Beobachtungen zu einer besonderen Form von Missbildungen bei Desmidiaceenzellen. Arch. Protistenk., 110, 4. — Lenzenweger R. (1970). *Euastrum humerosum* oder *Euastrum didelta*? Variationsbreite bei Zieralgen. Mikrokosmos, 59, 10. — Lind E. M., H. Croasdale. (1966). Variation in the desmid *Staurastrum sebaldii* var. *ornatum*. J. Phycol., 2, 3. — Lütkemüller J. (1893). Beobachtung über die Chlorophyllkörper einiger Desmidiaceen. Österr. Bot. Zeitschr., 43, 1—2. — Mattos Bicudo C. E., L. M. Carvalho. (1969). Polymorphism in the desmid *Xanthidium regulare* and its taxonomic implications. J. Phycol., 5, 4. — Ondraček K. (1936). Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität einiger Desmidiaceen. Planta, 26, 2. — Playfair G. I. (1910). Polymorphism and life-history in the *Desmidiaceae*. Proc. Linn. soc. New. S. Wales, 35. — Prasad B. N., R. K. Mehrotra. (1970). A note on an abnormal *Cosmarium*. Curr. Sci., 39, 9. — Reynolds N. (1940). Seasonal variations in *Staurastrum paradoxum*. New Phytol., 39, 1. — Rosenberg M. (1940). Formation and division of binucleate giant cells in *Micrasterias americana* (Ehrenb.) Ralfs. New Phytol., 39, 1. — Ružička J. (1966). Zur Variabilität der intraspezifischen Taxa der Desmidiaceen (*Cosmarium laeve* Rab. f. *majus* Borge). Arch. Protistenk., 109, 3. — Sampaio J. (1952). As modificações da membrana celular na multiplicação e na reprodução das desmidias. Public. Inst. Bot., 14, Porto. — Schmidle W. (1893). Über die individuelle Variabilität einer Cosmarien-species. Hedwigia, 32, 3. — Selman G. G. (1966). Experimental evidence for the nuclear control of differentiation in *Micrasterias*. J. embryol. a. exp. morph., 16, 3. — Stange B. (1908). Micrasterias-Formen I. Arch. Hydrob. u. Planktonk., 3. — Teiling E. (1952). Evolutionary studies on the shape of the cell and of the chloroplast in desmids. Bot. Notiser, 3. — Teiling E. (1956). On the variation of *Micrasterias mahabuleshwarensis* f. *wallichii*. Bot. Notiser, 109, 2. — Teiling E. (1957). Morphological investigations of asymmetry in desmids. Bot. Notiser, 110, 1. — Tews L. L. (1969). Dimorphism in *Cosmarium botrytis* var. *depressum*. J. Phycol., 5, 3. — Toutre M. (1967, 1968). Etude de la restitution des caractères morphogénétiques après action de l'actinomycine D chez *Micrasterias fimbriata* (Ralfs). C. r. soc. biol., 161, 11. — Villeret S. (1951). Le dephasage des divisions cellulaires et la morphogenese chez les Desmidiées unicellulaires. Bull. soc. sci. Bretagne, 26. — Waris H. (1951). Cytophysiological studies on *Micrasterias*. III. Factors influencing the development of enucleate cells. Physiol. Plantarum, 4, 2. — Waris H. (1958). Splitting of the nucleus by centrafuging in *Micrasterias*. Ann. Acad. Sci. Fenn. ser. A, IV, 40. — Waris H., P. Kallio. (1957). Morphogenetic effects of chemical agents and nucleo-cytoplasmic relations in *Micrasterias*. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, IV, 37. — Waris H. a. P. Kallio. (1964). Morphogenesis in *Micrasterias*. Advances Morphogenesis, 4. — Wasylik K. (1962). Przezroczyste otoczki na komórkach desmidd [Transparent envelopes on desmid cells]. Acta hydrobiol., 4, 1. — West G. S. (1899). On variation in the *Desmidieae*. J. Linn. Soc., 34. — Wysocka H. (1963). Przypadek polimorfizmu *Cosmarium perforatum* Lund. var. *rauchii* Ducell. [A case of polymorphism in *Cosmarium perforatum* Lund. var. *rauchii* Ducell]. Acta soc. bot. Polon., 32, 1.

Ботаничоский институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VII 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.29

Определитель лишайников СССР. I. Пертузариевые, леканоровые, пармелиевые. Отв. редактор И. И. Абрамов, редактор выпуска М. Ф. Макаревич. Составители: Е. Г. Копачевская, М. Ф. Макаревич, А. Н. Окснер и К. А. Рассадина. Изд. «Наука», Л., 1971, 410 стр. Тираж 2200 экз. Цена 3 р. 35 к.

B. P. VASILKOV. HANDBOOK OF LICHENS OF THE U. S. S. R.
I. *PERTUSARIACEAE, LECANORACEAE, PARMELIACEAE.* 1971

Очень хорошее дело затеяли советские лихенологи, начав составление «Определителя лишайников СССР» в восьми выпусках. Несомненно, он получит самое широкое признание у специалистов, преподавателей и некоторых практических работников (агрономов, оленеводов и др.). Об этом говорит уже то, что в составление его включились все ведущие лихенологи Советского Союза. Когда «Определитель» будет закончен, он явится наиболее полным пособием по лишайникам СССР.

В настоящее время опубликован первый выпуск «Определителя», по которому в известной степени можно судить уже и обо всем издании.

Исходя из обычной классификации систематических работ и судя по полноте включенного материала, я считаю, что этот «Определитель» приближается к «Флоре», отличаясь от нее в основном меньшим объемом синонимики и литературных ссылок при видах, а также менее подробным указанием на их распространение в СССР.

Но как обычно во всякой большой работе, в ней имеются некоторые недочеты, которые ясно обнаружились в первом опубликованном выпуске. Ниже на них придется остановиться подробнее, так как критическими замечаниями, высказанными в начале работы, можно в какой-то мере воспользоваться при подготовке следующих выпусков.

В «Определителях» и «Флорах» наибольшее значение имеют ключи и описании таксонов, поэтому начнем прежде всего с них.

Ключи. Замечено, что субстрат для отдельных видов лишайников не всегда строго постоянен, поэтому ссылки на него в ключах иногда приводят к недоразумениям. Так, на стр. 8, в тезе ступени 6 написано: «На мхах, растительных остатках или на почве», а в антитезе — «На древесном или каменистом субстрате», но, просматривая абзацы об условиях местообитания в описаниях видов, идущих по ступеням от тезы, находим: у *Pertusaria glomerata* «...очень редко на коре, древесине и у оснований камней»; у *P. octomela* «...изредка на старой древесине». На стр. 221, в ступени 36 написано: «Виды на почве, прикрепленные...», откуда доходим до антитезы ступени 39 и, соответственно, до вида *Placolecanora garovaglii.* Но в описании этого вида на стр. 231 об его местообитании читаем: «На выходах силикатных горных пород, реже на почве между камнями». На стр. 308, в тезе ступени 37 написано: «На каменистом субстрате или на почве»; отсюда доходим до ступени 46, до вида *Parmelia sinuosa*, в описании которого, на стр. 335, о местообитании сказано: «На коре деревьев, реже на скалах, поверхности мхов и других лишайников...». На стр. 142—146 выделено 18 видов из рода *Lecanora* с общим подзаголовком: «Виды с невыясненным положением в системе рода». Судя по их описанию, все эти виды «хорошие»; почему же они не приведены в ключе видов рода *Lecanora*? Как же теперь их можно определить? Замечание на стр. 80 — «Виды с невыясненным положением — в ключе отсутствуют» (см. стр. 142—146) — не спасает положения. Я считаю, что такое отделение их здесь не вызвано необходимостью, поскольку в определителях, как правило, не обращается особого внимания на то, чтобы виды в пределах рода располагались по системе. Нередко их располагают просто в том порядке, как они следуют в ключе.

Здесь же уместно отметить, что в «Определителе», по-видимому, случайно пропущен один вид из рода *Lecanora* — *L. atrodiscata* Gint., собранный в Таджикистане и описанный Е. А. Гинтовт в 1959 г. (Узбекский биол. ж., 4).

Описания таксонов. Описания таксонов в рецензируемом «Определителе» я считаю излишне детальными; в результате этого есть значительные повторения, из-за которых уменьшается ясность контуров таксонов и четкость содержания «Определителя». Рассмотрим один пример. На стр. 7 имеются описания сем. *Pertusariaceae* и рода *Pertusaria*, в которых повторяются многие общие признаки. Я считаю, что таксоны рангом выше вида следует описывать как можно короче. В описаниях видов приводится сведения о пикнидиях и пикноспорах, но как? Для видов *Pertusaria* — часто, но не всегда сообщаются данные о пикнидиях, для родов *Lecanora* и *Cetraria* — о пикноконидиях, а для рода *Aspicilia* нет данных ни о тех, ни о других. Эти признаки, как видно, не очень существенны для распознавания видов и к тому же недостаточно изучены, вследствие чего их, вероятно, можно было бы опустить вообще.

Рассмотрим недочеты в описаниях видов, начиная с их географического распространения. Этот абзац почти не унифицирован. Он начинается с данных о распространении вида в Советском Союзе, а затем (через тире) приводится сведения для всего земного шара. Однако, как приводятся конкретные сведения? Для иллюстрации рассмотрим сначала только три соседних вида (стр. 40 и 41). У первого вида распространение в СССР приводится по административным районам, но вместе с тем указан «Алтай»; общее распространение указывается по материкам, но пропущены Европа, Азия и сразу идет «Фенноскандия», а затем «Атл. Европа, побережье Берингова моря, Сев. Америка». Для второго вида распространение в СССР дано не по административным, а по флористическим районам: «Арктика; Кавказ, Вост. Сибирь». Для третьего вида — распространение в СССР приводится снова по административным районам — «Азерб. ССР (Талыш)», а общее распространение для него указано так: «Шотландия». Невыдержанность наблюдается во всей книге и в отношении порядка указаний на нахождение видов в СССР и их общего распространения: так, на стр. 41, для Азии СССР указан (в скобках), а для Европы — не указан. Я считаю, что если распространение в СССР выделяется специально, то при описании распространения на земном шаре СССР можно не указывать.

Далее отметим неунифицированность в названиях районов. Например, стр. 174: «УССР (Карпаты)», а ниже «Укр. Карпаты»; стр. 176 и 177: «Кавказ», «Азерб. ССР», и т. д. Названия географических районов, как правило, приводятся в именительном падеже, но встречаются и исключения, например: «Известен только из...» (стр. 366). «Известен только с Новой Земли и Хибинских гор на Кольск. п-ове» (стр. 382) и т. п.

В абзаце о географическом распространении иногда приводится такая географическая характеристика вида, как «эндем», но не везде, где это надо.

Несколько слов о географическом распространении разновидностей и форм. Как правило, для них оно не отмечается (только указывается для *Cetraria islandica* var. *orientalis*). Я считаю полезным приводить соответствующие данные для всех разновидностей и форм, хотя бы очень кратко; это относится и к условиям местообитаний, если они различны.

Абзац о местообитаниях тоже недостаточно унифицирован. У одних видов здесь отмечается частота нахождения, у других не отмечается; зоны растительности и растительные формации то указываются, то не указываются, а у вида *Parmelia tinctina* этот абзац совсем отсутствует.

В тексте описания признаков вида (например, в родах *Parmelia* и *Cetraria*) не совсем удачно сначала характеризуется слоевище, затем (после точки) лопасти и, наконец, — верхняя и нижняя поверхности; но поверхности чего, слоевища или лопастей? Вероятно, эти данные лучше объединить в характеристику слоевища, отделяя их знаками препинания, но не точкой.

В определителях обычно желательны краткие примечания о сходстве или отличии описываемого вида от других, близких с ним. В данном «Определителе» такие примечания приводятся очень неравномерно: у видов одних родов они встречаются очень часто, у других — совершенно отсутствуют. На стр. 267, в примечании, *Lecania flavescens* сравнивается с такими видами, как *L. actea* и *L. spodophaeiza*, которые, однако, в «Определителе» отсутствуют.

Синонимы у видов отмечаются в ограниченном количестве, что для определителя, вероятно, достаточно. Из недостатков можно отметить, что в большинстве случаев базионим среди синонимов указывается, но в некоторых случаях отсутствует (стр. 80, 82, 340); стоящая в скобках фамилия автора при синонимах то указывается, то нет; у *Nephromopsis asahinae* вместо фамилии Sato должно стоять Räs. (стр. 375), а у *Imbricaria revoluta* вместо Fw. — Flot. (стр. 341).

Международная ботаническая номенклатура. Правила международной ботанической номенклатуры используются в «Определителе» довольно четко. Но все же встречаются некоторые нарушения. В основном это касается 25-й статьи Кодекса. Согласно этой статье вид в номенклатурных целях рассматривается как сумма подчиненных ему таксонов и при выделении хотя бы одного из них автоматически выделяется такого же ранга типовой таксон с эпитетом вышестоящего таксона. Так, например, на страницах 49, 83, 111, 190 и 222 встречаются разновидности, у которых выделены формы, но не выделена типовая форма, а на страницах

189, 198 и 222, наоборот, выделены типовые формы без каких-либо других; на стр. 191 у *Aspicilia myrini* указана var. *subadunans*, а типовая разновидность отсутствует. Ни то, ни другое, ни третье недопустимо. Исключением могли бы быть лишь такие случаи, когда типовая или другая форма не встречается в СССР, но и тогда следовало бы их указывать только с отметкой — «в СССР не встречена», или название встречающихся форм писать в одну строку с названием разновидности; например, var. *alnea* (Ach.) Erichs. f. *sanguinescens* Erichs. Тот же недочет проявляется и в другой форме, например, когда при указании типовой формы — f. *amara*, вместо краткого описания, сказано: «Как var. *amara*» (стр. 49). Этого не может быть вообще. Если (как у var. *amara*), кроме типовой, имеется хотя бы еще одна форма, то признаки обеих форм учитываются в описании var. *amara*. В других случаях вместо описания типовой формы указано: «См. описание вариетета» (стр. 64) или «Отвечает основному характеру разновидности» (стр. 189), или «Отвечает характеру типовой разновидности» (стр. 222). Наконец, эта же невыдержанность в следовании 25-й статьи Кодекса часто проявляется в том, что в описаниях видов признаки полностью не покрывают признаков подчиненных таксонов — разновидностей и форм. Так, в описании вида *Pertusaria discoidea* размеры соралей указаны в пределах 1—3 мм в диам., а у его формы — f. *minor* — до 1 мм (стр. 66); у *Aspicilia hispida* ширина слоевища 0.5—1.5 (2.5) см, а у его формы — f. *parvula* 3—4 мм (стр. 199); у *Parmelia panniformis* var. *pulvinata* слоевище «подушкообразное», а в описании вида такое слоевище отсутствует (стр. 322); у *Cetraria ciliaris* var. *atropaca* слоевище «матовое», а в описании вида — «блестящее» (стр. 376).

Из случайных недочетов в отношении номенклатуры следует отметить еще некоторые упущения в указаниях фамилий авторов при таксонах. У *Lecanora hagenii* вместо Ach. должно стоять (Ach.) Ach. (стр. 119); у *Parmelia delisei* и *P. glomellifera* — вместо Nyl. — (Nyl.) Nyl.; у *Lecanora saligna* var. *samarovana* (стр. 130) и *Aspicilia bohemica* f. *taurica* (стр. 159) указаны только фамилии авторов в скобках, а за скобками — не указаны.

Видовой эпитет у *Ochrolechia elisabetae kolae* (стр. 243, 251) по статье 23 Международного кодекса ботанической номенклатуры следует писать или слитно, или через дефис — *O. elisabetae-kolae*.

Алфавитный указатель латинских названий. В алфавитном указателе можно отметить один недочет — неунифицированность порядка перечисления названий разновидностей и форм. Их названия расположены то в алфавите после видового названия, то по признаку их соподчиненности, т. е. сначала указывается название разновидности, а в пределах последней приводятся названия форм. Так, на стр. 394 форма *sublaevata* разновидности *desertorum* вида *Aspicilia desertorum* помещена по алфавиту под var. *semivagans*, а не под var. *desertorum*. Там же приводится f. *terrestris*, которая, по указателю, как будто тоже подчинена var. *semivagans*, на самом же деле она относится к var. *nigrescens* (см. стр. 195). Вместе с тем у вида *Cetraria islandtca* (стр. 396) формы приведены в алфавитном порядке, но отдельно для каждой разновидности. В мировой практике в указателях разновидности и формы, видимо, всегда располагают по второму из указанных способов.

В «Определителе» названия форм везде начинаются с сокращения — «F.», которое лучше набирать несколько отступя, а не прямо под «Var.», поскольку форма — единица, подчиненная разновидности, и это правильно учтено в алфавитном указателе.

Мелкие недочеты. Стр. 59 — указано местонахождение вида «Бухта Тикси» вместо «побережье бухты Тикси»; стр. 257, видовой эпитет у *Lecania alexandrae* переведен на русский как Александра, тогда как, судя по окончанию латинского эпитета, следует писать — Александры; стр. 381, у вида *Cetraria rhizophora* видовой эпитет следует переводить как ризиноносная, а не ризеносная; стр. 333, в описании вида указано — «лопастинки», тогда как общепринятый термин — лопасти, и, следовательно, в данном случае лучше писать — лопасти мелкие; неудачные выражения: «беловато-черноватые» слоевища (стр. 341), «кирпично-краснеет» сердцевина (374).

Что касается полиграфического оформления «Определителя», то оно находится на должной высоте; книга издана отлично. Набор текста петитом позволил включить в один том очень большой материал. Многочисленные рисунки и фотографии в подавляющем большинстве случаев выполнены очень удачно.

В заключение хочется поздравить всех советских лихенологов и других специалистов, которые будут пользоваться «Определителем», с удачным началом, а составителям, редакторам и издателям, кроме того, пожелать успешно довести это большое издание до конца.

Б. П. Васильков.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

(Получено 27 IX 1971).

УДК 019.941 : 082.2 : 58 : 338.45 : 628.516

Растительность и промышленные загрязнения. Ред. коллег. проф. Б. П. Колесников и др. Изд. РИСО УФАН СССР, Свердловск, 1970, 182 стр. (Охрана природы на Урале, VII). Цена 1 р. 10 к.

N. A. FRANTSKEVICH. VEGETATION AND INDUSTRIAL POLUTION. (NATURE PROTECTION IN THE URALS. VII). 1970

В рецензируемом сборнике опубликованы материалы 3-го Уральского научно-координационного совещания по проблеме «Растительность и промышленные загрязнения», состоявшегося в Свердловске в 1966 г. Знакомство широкого круга биологов с проблемами, освещенными в сборнике, приобретает большую значимость особенно после XXIV съезда КПСС, где было обращено большое внимание на вопросы охраны природы.

В сборнике 33 статьи (из них 5 статей зарубежных авторов: ГДР, ПНР и НРБ). Эти статьи по тематике можно объединить в следующие группы: 1) общие вопросы «промышленной ботаники», 2) влияние дыма и газа промышленных предприятий на растительный покров и почву, 3) рекультивация промышленных отвалов, терриконов, шламов[1] и т. д.

К первой группе относится статья **В. В. Тарчевского,** открывающая сборник. Автор поднимает вопрос о необходимости выделения «специально научно-производственного отдела ботаники — промышленной ботаники», имеющей своей задачей «изучение особенностей строения, роста и развития растений и формирования фитоценозов в зоне действия загрязнения промышленных предприятий и нейтрализации последних в этих условиях с помощью растительности» (стр. 6). Тарчевский довольно подробно освещает шесть проблем, которыми вплотную должна заняться промышленная ботаника: 1) изучение реакции растений и растительности на действие дымо-газовых и иных выделений промышленных предприятий; 2) изучение микробиоценозов и фитоценозов водоемов и заливных лугов, находящихся под влиянием сточных вод промышленных предприятий; 3) выявление состава растительности и установление сингенетических смен фитоценозов на промышленных отвалах; 4) разработка биологических основ озеленения заводских территорий, цехов, шахтных дворов, пустот горных выработок; 5) изучение влияния вибрации и шума в цехах промышленных предприятий на растения; 6) выявление растений — индикаторов полезных ископаемых.

Изучением влияния дыма и газа промышленных предприятий на растительность немецкие ученые занимаются уже 100 лет. Статья **Э. Эверта** (ГДР) дает общее представление об исследованиях повреждений растений в результате задымления, проводимых Институтом химии Технического университета в Дрездене. **М. Фогль, С. Бертиц, Г. Польстер** (ГДР) касаются более частного вопроса — влияния сернистого газа SO_2 на насаждения хвойных пород (снижение продуктивности, ослабление и прекращение прироста и полное отмирание растений). С помощью опытного окуривания газом в разных дозах определились первичные признаки нарушения обмена веществ у хвойных пород, исследовалась газоустойчивость растений, разрабатывались способы внедрения в культуру газоустойчивых растений. Изобретен прибор (URAS — инфракрасный газоанализатор), фиксирующий незначительные физиологические повреждения деревьев, которые являются еще обратимыми. Установлена высокая устойчивость к сернистому газу *Larix leptolepis* Murr.

В статье **Я. Грешты** отмечается, что в некоторых районах Польши осаждение пыли превышает 3000 мг/м^2 в сутки. Потери древесины составляют приблизительно 130 тыс. м^3 на 40 тыс. га. Автор подчеркивает прямую зависимость между степенью загрязнения воздуха и приростом массы древесины. Токсичность SO_2 для растений точно не установлена, считают, что она проявляется при дозах от 0.4 до 0.8 мг/м^3. Чем интенсивнее у растений процесс ассимиляции, тем сильнее они повреждаются. При сильном повреждении разрушаются хлоропласты, уменьшается содержание крахмала, а ветви накапливают повышенное количество серы, и Ca, K, и Mg — это своеобразный способ самообороны растений. Грешта выделяет три зоны повреждения древостоев в зависимости от расстояния от источника загрязнения воздуха. Пихта (*Abies* Mill.) наиболее восприимчива к загрязнению, и в Верхнесилезском промышленном районе она выпала из древостоя. Автор подчеркивает, что одновременно с работами по сохранению продуктивности лесов необходимо провести инвентаризацию существующих биотипов, «чтобы грядущие поколения не упрекали нас в том, что мы, формируя новые ландшафты, стерли всякий след естественных ценозов» (стр. 25).

Статьи советских авторов **А. П. Щербакова, И. Ф. Князева, Г. И. Пашевской, В. Г. Антипова, Ю. З. Кулагина** и других расширяют круг рассматриваемых вопросов. Наибольший интерес представляют следующие выводы: а) действие дыма

---

[1] Под шламом здесь подразумеваются отходы при переработке бокситов для получения алюминия.

и вредных газов, находящихся в воздухе, проявляется и через почву: при систематическом и длительном подкислении почва может менять реакцию с щелочной на кислую (так как вредные газы растворяются в атмосферных осадках); б) на примерах *Betula pubescens* Ehrh. и *Alnus incana* (L.) Moench и других показано влияние сернистого ангидрида на генеративные органы древесных пород; в зависимости от доз газа и длительности экспозиции наблюдалось как стимулирующее, так и подавляющее влияние газа на жизнеспособность и продолжительность жизни пыльцы; в) такие породы, как *Populus balsamifera* L., *Thelycrania alba* (L.) Pojark., обладают высокой газоустойчивостью и способны обезвреживать воздух от токсичных сернистых соединений.

Проблемы рекультивации промышленных отвалов, терриконов, шламов и т. д. освещены в сборнике весьма многогранно. В статье **В. В. Тарчевского** приведены две зарубежные классификации этих объектов (Paprzycki 1956; Adamowicz, Bojarski, Greszta и др., 1963). Автор предлагает свою развернутую классификацию отвалов. Основные группы он устанавливает по следующим показателям: 1) происхождение, 2) возраст, 3) форма, 4) высота, 5) механический состав поверхностного субстрата, 6) pH, 7) утилизация. Эти группы в свою очередь имеют более дробное деление. **Ю. И. Денисов** (СССР), **Я. Грешта** (ПНР), **К. Вернер** (ГДР) рассматривают технико-экономические и технико-биологические возможности рекультивации отвалов различных типов.

Многие авторы подчеркивают специфичность и нередко суровость экологических условий местообитаний для растений на разного рода промышленных отвалах; условия усложняются еще и местными климатическими факторами, особенно на Кольском полуострове и в Сибири.

В статьях содержится богатый фактический материал. Общей чертой всех отвалов является сравнительно медленное их зарастание, нередко слабая задернованность поверхности и обедненный состав растительности (пылящие хвостохранилища комбината «Апатит» совсем не имеют естественной растительности). Для улучшения почвенных условий (все субстраты отвалов очень бедны азотом или лишены его совсем) авторы рекомендуют использовать как дикорастущие, так и культурные виды бобовых. Для Подмосковного угольного бассейна (статья Моториной и др.) рекомендованы люпины однолетний и многолетний, люцерна, донник. Для подвижных субстратов (золоотвалы хвостохранилища) одним из лучших закрепителей является длиннокорневищный злак *Bromus inermis* Leyss. (**Г. М. Пикалова, А. А. Любимова, П. М. Медведев**). Из древесных пород на угольных отвалах (**Л. В. Моторина и др.**) устойчивы *Pinus silvestris* L. и *Betula verrucosa* Ehrh., на марганцевых (**А. Д. Гогатишвили**) — при внесении в яму для посадки деревьев 4—5 кг плодородной почвы — *Populus* L., *Castanea sativa* Mill., *Robinia pseudoacacia* L., *Pyrus communis* L. и т. д. Все эти древесные породы, кроме *Robinia pseudoacacia*, дают больший прирост при поливе, последняя, наоборот, без полива. По данным **М. Л. Ревы и В. И. Бакланова**, в Донбассе устойчивыми к условиям обитания на терриконах оказались *Robinia pseudoacacia*, *Eleagnus angustifolia* L., *Armeniaca vulgaris* (L.) Lam., *Ulmus laevis* Pall. и *Pyrus communis* L., а в районе Перник (Болгария), по сообщению **Е. Прокопиева**, — *Quercus borealis* Nichx, *Fraxinus americana* L., *Tamarix tetrandra* Pall.

В сборнике затронуты и такие вопросы, как положительное влияние на растительность полива золоотвалов сточными водами (**Т. С. Чибрик**), влияние на экологические условия микрофлоры (**Г. А. Зайцев**), использование промышленных отходов как удобрений (**Е. Т. Мамаева, П. С. Лаврова**) и для мелиорации заморных озер (**З. М. Балабанова**). Рассмотрены также изменения биологических свойств растений отвалов на примере *Medicago media* Pers. (**С. Я. Беспрозвана**). Имеется сообщение о содержании микроэлементов (Co, Cu) в растениях, произрастающих на шламовых полях алюминиевого завода (**Ф. Д. Дробиз, А. А. Кадочникова**).

В сборнике нет маловажных вопросов, так как зависимости растительности от промышленного загрязнения очень глубокие и многосторонние. Необходимо, чтобы биологи четко представляли все эти связи и зависимости и путем распространения соответствующих знаний способствовали осознанию самими широкими массами (и, в частности, руководителями предприятий) необходимости улучшения дела охраны природы.

Н. А. Францкевич.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 15 VI 1971).

УДК 019.941 : 05 [581.9+582 : 001.4

Folia geobotanica et phyto-taxonomica. Vol. 1—5. Praha. 1966—1970. (Страницы геоботаники и систематики растений)

T. A. RABOTNOV. FOLIA GEOBOTANICA ET PHYTO-TAXONOMICA. VOL. 1—5. 1966—1970

В 1966 г. Чехословацкая Академия наук приступила к изданию журнала «Folia geobotanica et phyto-taxonomica» (в первый год издания он назывался «Folia geobotanica et phyto-taxonomica Bohemoslovaca»). С начала его издания прошло пять лет и в настоящее время есть возможность достаточно обоснованно охарактеризовать его содержание. В журнале (что следует из его названия), как и в немецком журнале «Feddes Repertorium», печатаются статьи по систематике растений и геоботанике (включая географию и экологию растений). Ответственный редактор журнала, директор Ботанического института Чехословацкой Академии наук в Пруховице (близ Праги), Славомил Гейны (Slavomil Hejný), начиная издание журнала, отметил, что в его задачи входит установление связи между геоботаникой и систематикой в целях плодотворного сотрудничества между ними, что может способствовать открытию новых направлений в ботанике.

Вопросы систематики и геоботаники, если судить по числу опубликованных за пять лет статей (включая краткие сообщения), имеют в журнале примерно одинаковый удельный вес.

Основная часть публикаций по систематике посвящена цветковым растениям, меньше статей по систематике лишайников, грибов, водорослей, мхов. Во многих статьях по систематике приводятся ценные данные о распространении и экологии видов и внутривидовых таксонов, а также по числу хромосом. Последний вопрос послужил темой ряда статей, в том числе статьи Голуба (J. Holub) с сотрудниками о хромосомных числах 15 видов растений Чехословакии.

Среди статей по географии растений, опубликованных в журнале, необходимо отметить несколько очень ценных монографических исследований о распространении отдельных видов растений в пределах ЧССР. Примером могут быть статьи Славика (B. Slavik) о *Lactuca perennis* L., Ходача и Рихтеровы (E. Hodač, Richterova) о *Menyanthes trifoliata* L., Гейны (S. Hejný) о *Coleathus subtilis* (Tratt.) Seidl., Рыбничека (K. Rubniček) о *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. В них содержится очень большой фактический материал не только о распространении видов (в том числе карты распространения), но и по их экологии, биологии и фитоценологии.

В двух статьях Голуба и Йрасека (J. Holub, V. Jirasek) критически подробно рассмотрена ботаникогеографическая (в том числе ареалогическая) терминология.

По вопросам экологии особенно интересна статья Копецкого (K. Kopecky) о влиянии длительного затопления полыми водами на продуктивность канареечниковых лугов.

По вопросам фитоценологии наряду со статьями, отражающими результаты изучения лесной и луговой растительности отдельных регионов, опубликованы статьи по синтаксономии, т. е. монографические обзоры отдельных фитоценотических таксонов (статьи J. Moravic, R. Neuhäusel, Z. Nehäuselova-Novotna, K. Kopecky). Все эти публикации представляют большой интерес; в них содержится ценный обильный фактический материал о соответствующих фитоценозах, о свойственной им среде; по этим работам можно ознакомиться с применением методов школы Браун-Бланке, включая установление новых ассоциаций. За последние годы в СССР начинает проявляться интерес к методам этой школы, широко используемым геоботаниками ЧССР. Ознакомление со статьями, опубликованными в рецензируемом журнале, дает хорошее представление о результатах применения методов школы Браун-Бланке.

Из общих вопросов фитоценологии в особых статьях освещены вопросы номенклатуры, методы определения флористического сходства, сукцессии. В журнале опубликовано также несколько статей по истории флоры и растительности, по продуктивности некоторых типов растительности (в том числе план участия ЧССР в МБП), о влиянии человека на растительность.

Таким образом, в журнале освещается достаточно широкий круг вопросов. Как общее для преобладающего числа публикаций следует отметить их большую научную значимость, наличие в них обильного исходного фактического материала (таблицы с многочисленными описаниями растительности, перечни местонахождений растений и т. д.). Это возможно лишь потому, что в журнале печатаются статьи объемом до 30—40 и более страниц.

В каждом томе журнала имеется индекс таксонов (растений, сообществ), упомянутых в тексте. Эти индексы представляют большую ценность для всех, кто интересуется тем или иным таксоном. Опыт чехословацких ботаников целесообразно использовать редакции Ботанического журнала. Желательно, чтобы кто-либо взял на себя труд составить соответствующие индексы для всех томов Ботанического журнала. Такой справочник представлял бы огромную ценность.

Статьи печатаются либо на английском, либо на немецком языке (один обзор напечатан на французском языке); это определяет доступность журнала для преобладающего числа ботаников в других странах, тем самым журнал приобретает

международное значение. Начиная издание журнала, его ответственный редактор С. Гейны приветствовал участие в нем ботаников из других стран. На этот призыв откликнулись ученые Англии, Франции, Италии, ФРГ, Индии, о. Барбадос.

Преобладающее число статей, опубликованных в журнале, написано чехословацкими учеными, в основном (примерно 70%) сотрудниками Ботанического института Чехословацкой Академии наук в Прухонице, и в меньшей мере — сотрудниками Карлова университета в Праге, Ботаниического института Чехословацкой Академии наук в Брно, Ботанического института Словацкой Академии наук в Братиславе и сотрудниками других учреждений. Таким образом, журнал отражает состояние научных исследований по ряду разделов ботаники в ЧССР и в особенности проблематику и уровень исследований указанных учреждений.

Многие советские ботаники широко используют «Folia geobotanica et phytotaxonomica». Следует пожелать, чтобы ознакомление с ним в нашей стране стало еще более широким. Подписка на него принимается во всех почтовых отделениях СССР, поэтому это весьма цениое издание может найти место в библиотеках исследовательских учреждений Советского Союза, в том числе в библиотеках, расположенных вне крупных научных центров.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

(Получено 27 IX 1971).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 581.9 (477+47+57)+727.65 (477)

ВКЛАД УКРАИНСКИХ БОТАНИКОВ В ИЗУЧЕНИЕ ФЛОРЫ УССР И СССР И ОРГАНИЗАЦИЯ ЦЕНТРАЛЬНО-РЕСПУБЛИКАНСКОГО ГЕРБАРИЯ В г. КИЕВЕ[1]

M. I. KOTOV. CONTRIBUTION OF UKRAINIAN BOTANISTS TO THE STUDY OF U. S. S. R. AND UKRAINIAN S. S. R. FLORA AND ORGANISATION OF CENTRAL-REPUBLICAN HERBARIUM IN KIEV

Изучение флоры УССР ведется свыше 200 лет. За это время флора и растительность претерпели большие изменения. Еще в конце XVIII в. после присоединения к России Крыма и северного побережья Черного моря, началось коренное изменение природы степного юга. Раньше всего заселяются степи южной Украины. Целинные степи были преобразованы в посевные площади и выпасы. В степи получило развитие коневодство. В 1841—1846 гг. только в одной Херсонской губернии было 202—300 тысяч лошадей, а в 1848 г. — 428 тысяч. Однако коневодство было быстро вытеснено овцеводством и разведением крупного рогатого скота. В конце XIX в. животноводство стало быстро вытесняться зерновым хозяйством.

После проведения железных дорог в южных степях образовался район экспортного зернового хозяйства. Были распаханы почти все земли, пригодные для посева зерновых. В начале XX в. еще кое-где уцелели степи, но теперь и они уничтожены, за исключением степных участков в заповедниках. Леса тоже очень поредели из-за вырубок, однако в последние годы проведены большие посадки леса и лесных полезащитных полос. Первые флористы-путешественники из Петербургской Академии наук — П. С. Палас, И. А. Гюльденштедт, И. Г. Гмелин еще застали на Украине природу, малоизмененную или нетронутую человеком.

Первыми местными флористами, оставившими значительный след в науке, были В. Г. Бессер, А. С. Рогович, В. М Черняев, К. Ф. Ледебур, А. Л. Андржиевский, В. В. Монтрезор. Особенно много сделали для изучения флоры УССР Бессер и Черняев. Бессер изучал флору Подолии, окрестности г. Кременца и г. Киева. Черняев, который был профессором Харьковского университета, изучал флору Слободской Украины (теперь Харьковская, Полтавская, Курская и Белгородская области и частично Ворошиловградская и Донецкая области). В конце XIX и в начале XX в. флору Херсонской губернии исследовал И. К. Пачоский, флору Левобережной Украины и Крыма — В. И. Талиев и флору Харьковской губернии — Г. И. Ширяев.

До Великой Октябрьской революции на Украине центрами научной работы были университеты, сельскохозяйственные учебные заведения и музеи; флору и растительность Украины изучали также любители природы, нередко учителя средней школы, врачи, ветеринары, агрономы.

Основными работами этого периода были написанные И. Ф. Шмальгаузеном «Флора юго-западной России» (1886) и «Флора средней и южной России» (1895—1897); большое значение также имели «Определитель высших растений Европейской России» В. И. Талиева (1912) и «Флора Европейской России» Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова (1910).

После окончания гражданской войны в первые годы Советской власти появились новые центры — научно-исследовательские кафедры при институтах народного образования, созданных на основе бывших университетов или позднее преобразованных в них. В этот период Харьков был столицей УССР (до 1934 г.), и в нем возникли первые учреждения, изучающие флору и растительность УССР — Сільсько-господарський Науковий Комітет УРСР (1920—1926), Институт прикладной ботаники (1927—1928), Институт растениеводства (1929—1932), Институт соцземледелия (существовал с 1933 г. и до Великой Отечественной войны). Эти

[1] Доклад, прочитанный 30 III 1971 г. в Киеве на координационном совещании по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

институты проводили в основном большие геоботанические работы для нужд землеустройства, агроинвентаризации, агролесомелиорации и осушения болот, для Днепростроя и т. д. Во время этих работ был собран большой гербарный материал. Изучение флоры и растительности в Киеве до создания Ботанического института АН УССР (в 1931 г.) велось также в научных кабинетах Академии наук УССР. После того как Киев стал столицей Украины, этот институт превратился в центр изучения флоры и растительности. Здесь основным организатором изучения флоры и растительности был А. В. Фомин, который через аспирантуру подготовил первые кадры флористов — Ю. Д. Клеопова, Д. К. Зерова, А. Н. Окснера, Е. Д. Висюлину, А. И. Барбарича и др.

Флора УССР до войны была сравнительно мало изучена. В 1920—1930 гг. в Харькове работал молодой коллектив ботаников: Е. М. Лавренко, М. И. Котов, М. В. Клоков, Н. А Шостенко, Ф. Я. Левина. Ими проведена большая работа по составлению первого украинского определителя флоры УССР, который должен был состоять из трех томов. Однако Институтом растениеводства был опубликован (в 1935 г.) только первый том — «Высшие споровые, голосеменные и однодольные растения» (под редакцией М. Д. Лясковского, Е. М. Лавренко, М. И. Котова, П. А. Оппермана и А. Д. Алексеева). Одновременно в Киеве в Ботаническом институте Академии наук УССР было начато составление многотомной «Флоры УССР», которая закончена в 1965 г. изданием 12-го тома.

Первыми авторами и организаторами работы над этой флорой были А. В. Фомин и Е. И. Бордзиловский. До войны появились первые два тома (1-й том — папоротники, хвойные; 2-й том — однодольные, в частности злаки и осоки), остальные тома опубликованы после войны. Основными авторами после войны были М. И. Котов, М. В. Клоков, Е. Д. Висюлина, А. И. Барбарич, Д. Н. Доброчаева и В. Г. Хржановский, а главным редактором — Д. К. Зеров. Эта «Флора» в 1969 г. получила Государственную премию УССР. Особенностью «Флоры УССР» является критический пересмотр видового состава с использованием очень большого гербарного материала, собранного на Украине и хранящегося в Гербарии Института ботаники АН УССР и гербариях Харькова, Львова, Черновиц, Ужгорода и др. Для создания этого труда предварительно была проведена большая библиографическая работа, выписаны на карточки литературные указания о таксонах, имеющихся на Украине, составлены карты географического распространения растений в пределах УССР (всего около 3500 карт), проведены многочисленные экспедиции и собран большой новый материал. Понимание вида во «Флоре УССР» такое же, как и во «Флоре СССР», т. е. комаровское; однако под влиянием С. В. Юзепчука и М. В. Клокова было описано очень много новых мелких видов.

Независимо от «Флоры УССР» Никитским ботаническим садом издавалась «Флора Крыма», инициатором которой был Е. В. Вульф. Тогда Крым еще не входил в состав УССР. В настоящее время «Флора Крыма» также закончена. Основными авторами ее были крымские (Е. В. Вульф, В. П. Малеев, Л. А. Привалова, С. С. Станков, Н. М. Чернова) и ленинградские ботаники (А. Г. Борисова, А. И. Пояркова, С. В. Юзепчук). А. Л. Лыпа опубликовал в издательстве Киевского университета «Определитель деревьев и кустарников дикорастущих и культивируемых в УССР» в двух частях (1955, 1957).

Институт ботаники АН УССР также дважды издавал «Определитель растений УССР» («Визначник рослин УРСР» и «Визначник рослин України»). Первое издание появилось в 1950 г. В нем участвовали 12 авторов; 4 основных автора — М. В. Клоков, М. И. Котов, Е. Д. Висюлина и А. И. Барбарич — получили за эту работу Государственную премию СССР. Второе, переработанное, издание вышло в свет в 1965 г., в нем приняло участие 17 авторов — ученые старшего поколения (М. И. Котов, Е. Д. Висюлина, А. И. Барбарич, Д. Н. Доброчаева, Ю. Н. Прокудин) и молодые исследователи (Г. А. Кузнецова, Т. Я. Омельчук, В. В. Протопопова и др.).

В настоящее время отдел высших растений Института ботаники АН УССР заканчивает составление дополнительного тома «Флоры УССР» и «Определителя растений Карпат». Крымские ботаники закончили и печатают «Определитель растений Крыма».

Кроме коллективного составления флор и определителей украинские ботаники ведут большую работу по созданию монографий отдельных семейств и родов.

Большую работу проводит М. В. Клоков по изучению рода *Thymus* на всей территории СССР и отчасти на сопредельных территориях Турции, Ирана и Крыма. В недавно сданной в печать монографии им описано 178 видов *Thymus*. После публикаций во «Флоре СССР» он описал еще 32 новых вида этого рода. Проверку описанных им в УССР 35 видов провели В. И. Литвиненко и И. Г. Зоз («Хемотаксономическое изучение видов *Thymus* с Украины», «Растительные ресурсы», т. V, в. 4, 1969). Их исследования подтверждают достоверность большинства описанных Клоковым видов. Однако они показали, что два подольских вида — *Thymus amictus* Klok. и *Th. podolicus* Klok. et Schost. — следует объединить в один. Надо также объединить в один вид три вида с лимонным запахом, произрастающие по р. Кальмиус и его притоку р. Кальчик, — *Th. kalmiussicus* Klok. et Schost., *Th. graniticus* Klok. et Schost. и *Th. pseudograniticus* Klok. et Schost.

Независимо от этой работы в недавно вышедшей монографии «Эфирно-масличные растения УССР» М. И. Котов, Е. Д. Карнаух, С. В. Гончаров и С. С. Морозюк пересмотрели все виды чабрецов УССР в отношении содержания эфирных масел. Исследования проводились в экспедициях, в местах произрастания этих видов.

Из других монографий отдельных семейств, которые были использованы при составлении «Флоры УССР» и «Определителя растений УССР», следует указать на обработки в пределах УССР семейства злаков М. В. Клокова и О. Н. Дубовик (Киев) и Ю. Н. Прокудина с учениками О. М. Поярковой, Л. Н. Слюсаренко и др. (Харьков). В Харькове виды злаков проверяются разными методами. Большая работа проведена по изучению украинских васильков — *Centaurea* (М. В. Клоков и Д. Н. Доброчаева), *Tragopogon* (И. В. Артемчук), *Cruciferae* (М. И. Котов), *Coniferae* (Е. Н. Кондратюк), *Daphne* (М. И. Котов), *Rosa* (В. Г. Хржановский и О. Н. Дубовик) и т. д.

Еще в 1965 г. М. И. Котов опубликовал статью «Нові види, описані з флори УРСР та їх критичний перегляд», в которой отметил необходимость пересмотра видового состава флоры УССР. При этом он указал, что с территории УССР описано очень много новых видов, которые, вероятно, следует считать формами или разновидностями. По его подсчетам (1971 г.), флора УССР состоит из 4560 дикорастущих видов высших споровых и цветковых растений (из них у 250 видов до сих пор не выяснен таксономический ранг); только в Крыму (т. е. в пределах УССР) произрастает 820 видов.

С территории УССР в разное время и разными авторами описано 1180 новых видов, причем после Октябрьской революции — 870 видов; из них М. В. Клоковым описано 380 новых видов. В годы Советской власти новые виды с Украины также описывали М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин, В. Г. Хржановский, Д. Н. Доброчаева, О. Н. Дубовик, Е. Д. Висюлина и др.

На территории УССР произрастает много реликтовых и эндемичных видов. Из них давно известны иллирийские лесные виды *Coronilla elegans* Panč и *Orobus variegatus* Ten., третичные реликты *Euonymus nana* M. B., *Daphne sophia* Kalen., *Rhododendron luteum* Sweet. Но удивительно то, что и до сих пор находят неизвестные ранее древние реликты, например волчеягодник крымский — *Daphne taurica* Kotov миоценово-плиоценового возраста (Крым, Симферопольский район, Перевальное лесничество, у р. Б. Бурунчи, Долгоруковское нагорье), а также новые местонахождения исчезающих видов, например *Linnaea borealis* L. во Львовской области. Удивительные находки сделал С. М. Стойко. В 1969 г. он обнаружил в Закарпатье три новых для УССР вида дикорастущих дубов — *Quercus cerris* L., *Q. polycarpa* Schur и *Q. daleschampsti* Ten. Однако последний, как недавно указал М. П. Слободян (1970), был раньше описан из Крыма Н. Д. Троицким (1931, 1936) под названием *Q. calcarea* Troitzky и не является видом, а только крупнолистной разновидностью *Q. petraea* Liebl. var. *decipiens* Bechst.

Растительность и флора УССР в настоящее время изменяются не только под влиянием хозяйственной деятельности человека (распашка степи, уничтожение леса и т. п.), но и вследствие изменения климатических факторов. Например, заповедная Асканийская степь (Херсонская область) превращается из типчаково-ковыльной в ковыльно-типчаковую и типчаковую, так как здесь стало выпадать больше осадков (до 630 мм в год). Степь Михайловская целина (Сумская область) зарастает луговыми и сорными растениями, исчезают ковыли, катраи и другие степные растения; в Хомутовской степи (Донецкая область) вместо ковыля господствует вейник *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Под влиянием деятельности человека на территорию УССР проникло очень много сорных растений, в том числе и адвентивных, особенно американских (свыше 50), причем некоторые из них за последние годы сильно распространились, особенно дурнишники (*Xanthium*).

Институт ботаники АН УССР недавно опубликовал монографию-справочник «Бур'яни УРСР» (коллектив авторов). Сдана в печать монография В. В. Протопоповой «Адвентивные растения лесостепи УССР». Сотрудники Института ботаники АН УССР провели очень большую работу в Башкирии в период немецкой оккупации Украины в годы Отечественной войны. Вместе с учеными Ботанического института АН СССР они опубликовали «Определитель растений Башкирской АССР» (1966).

Уже с первых дней Советской власти в Харькове началась большая работа по созданию украинского гербария. Ботанический сад Харьковского института народного образования (бывш. университет) организовал отдел гербария, который в 20-х годах возглавлял Е. М. Лавренко. Эта работа была продолжена в институтах прикладной ботаники, растениеводства и соцземледелия, куда был передан этот гербарий; он был дополнен гербариями, собранными на территории УССР во время геоботанических экспедиций. К гербариям украинских растений присоединены также бывшие университетские гербарии: В. М. Черняева, Н. С. Турчанинова и др. После войны он соединился с гербарием Института ботаники АН УССР и в настоящее время находится в Киеве.

Теперь при отделе высших растений Института ботаники АН УССР имеется гербарий, насчитывающий 1 000 000 листов. В 1971 г. Гербарий получил штатные единицы и был превращен в подотдел. Гербарий ведет большую работу по инвентаризации, а также по обмену растениями украинской флоры с ботаническими учреждениями СССР и других стран. Он представляет большую ценность, в нем много типов новых описанных видов растений. Его посещают не только ботаники СССР, но и зарубежные ученые.

М. И. Котов.

Институт ботаники Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 29 IX 1971).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 : 58 : 581.524.44

МИХАИЛ ВАСИЛЬЕВИЧ МАРКОВ

(К 70-летию со дня рождения)

С 1 портретом

A. S. KAZANTSEVA AND V. V. TUGANAEV. MIKHAIL VASILIEVICH MARKOV. (TO THE 70TH BIRTH DAY ANNIVERSARY)

Имя профессора Михаила Васильевича Маркова, которому 27 ноября 1970 года исполнилось 70 лет, хорошо известно геоботаникам нашей страны.

Михаил Васильевич родился в г. Царицыне (ныне г. Волгоград). Окончив гимназию с золотой медалью, он поступил одновременно в Казанский университет на естественное отделение физико-математического факультета и в Казанский институт сельского хозяйства и лесоводства. Студент Марков среди своих однокурсников выделялся исключительным трудолюбием, усердием и умением работать. Эти качества были подмечены учителем А. Я. Гордягиным, который следующим образом характеризовал своего ученика: «Марков проявил выдающуюся трудоспособность и достиг таких результатов, какие обыкновенно не достигаются студентами при прохождении ими курса». Будучи студентом, М. В. выполнил две работы: «Биометрические наблюдения над *Ficaria ranunculoides* Roth» и «Ход созревания ржи на разновременно поднятых парах», которые впоследствии были опубликованы.



В 1924 г. М. В. Марков оканчивает оба вуза, и его оставляют научным сотрудником при кафедре ботаники Казанского университета. С тех пор М. В. не расстается с Казанским университетом (КГУ), одним из старейших вузов страны. В 1932 г. ему поручают заведование ботаническим отделением Казанского университета. В 1937 г. он защищает кандидатскую диссертацию на тему «Лес и степь в условиях Закамья», в которой он обращается к традиционному для русских геоботаников вопросу — о взаимоотношении леса и степи. Спустя два года он успешно защищает докторскую диссертацию на тему «Природные условия развития растительности в пойме р. Волги», а в 1940 г. ему присваивается звание профессора. 11 лет он был деканом биологического факультета, 6 лет — проректором университета по научной работе, в настоящее время М. В. является председателем Ученого совета по присуждению ученых степеней по биологическим наукам и заведующим кафедрой ботаники КГУ. Им подготовлено 20 кандидатов наук, из которых двое стали докторами биологических наук. Всего М. В. Марковым опубликовано 90 работ, причем 48 из них вышли из печати в последние 10—12 лет. Ввиду того, что краткий анализ его работ, вышедших до 1958 г., дан в статье Н. М. Куликовой (Бо-

танический журнал, № 10, 1960 г.), мы остановимся здесь на периоде его жизни с 1960 г. и попытаемся кратко охарактеризовать основные его исследования. Приблизительно с середины 50-х годов Михаил Васильевич и руководимая им группа геоботаников работают по проблеме «Взаимоотношения растений в растительном сообществе».

В феврале 1962 г. в Казани, в университете, по инициативе М. В. Маркова была проведена Всесоюзная конференция по вопросам экспериментальной геоботаники. Конференция приняла программу, в которой указано, что все основные проблемы, подлежащие разработке с помощью эксперимента и других точных методов исследования, должны объединяться вокруг ведущей теоретической проблемы геоботаники — проблемы взаимоотношений между организмами в растительном сообществе.

Исследование по указанной проблеме на кафедре ботаники КГУ осуществлялось при выполнении ряда тем: изучались причины дифференциации растений в сообществе, влияние фитоценотических отношений на некоторые биологические особенности растений в сообществе, выявлялся характер взаимоотношений между растениями в чистых и смешанных посевах и другие вопросы. Наиболее крупные работы Михаила Васильевича по этой проблеме опубликованы в сборниках и книгах: «Взаимоотношения растений в растительном сообществе» (1964), «Экспериментальная геоботаника» (1965), «Проблемы ботаники» (1962, 1965, 1968) и в журнале «Вестник сельскохозяйственной науки» (1968). В этих работах М. В. Марков дал подробный исторический очерк развития экспериментального направления в геоботанике и наметил основные проблемы; на ряде экспериментальных данных он подтвердил, что наличие тесных связей между растениями является важнейшим признаком фитоценоза, причем каждое растение в сообществе по отношению к другому выступает как средообразующий фактор. При изучении взаимоотношений между растениями в чистых посевах подсолнечника он отметил не только наличие дифференциации растений (по анатомическим, морфологическим и физиологическим признакам), но и выявил причины этого явления. Среди этих причин особо подчеркивается влияние растений друг на друга. В результате изучения смешанных посевов (кукуруза+бобы) было установлено влияние разных условий на характер взаимоотношений между растениями в сообществе; так, во влажные годы кукуруза и бобы в смешанном посеве положительно влияют друг на друга, а в сухие годы кукуруза, произрастая совместно с бобами, развивается значительно хуже, чем в чистых гнездовых посевах. На основе экспериментов с *Rumex confertus* Willd. и некоторыми злаками он пришел к выводу, что роль каждого вида как средообразователя в фитоценозе специфична и что характер взаимоотношений между растениями в сообществе изменяется с изменением условий и с возрастом растений; так, конский щавель в первый год своего развития совместно со злаками испытывает угнетающее воздействие последних, но в последующие годы он развивается в окружении злаков заметно лучше, нежели в чистых посевах, а на 3—4-м годах жизни его фитоценотическая мощь настолько возрастает, что щавель начинает подавлять развитие злаков.

Излюбленным объектом исследований Михаила Васильевича, его экспериментов, являются агрофитоценозы. М. В. Марков является одним из основоположников нового направления в геоботанике — агрофитоценологии. Еще в 1930—1933 гг. он обследовал посевы в закамских районах ТАССР геоботаническими методами. В 1942 г. в статье «Борьба за существование между растениями и урожай» он также рассматривает посевы как фитоценозы. Агрофитоценологию он включает в крупный раздел геоботаники, именуемый им и другими исследователями культурфитоценологией. И так же, как в общей фитоценологии, в агрофитоценологии, по мнению Маркова, ведущей проблемой является проблема взаимоотношений между компонентами сообщества. В ряде работ М. В., с одной стороны, указывает на общие черты агрофитоценозов с естественными сообществами, с другой — подчеркивает их специфику. Определение агрофитоценоза, данное Марковым, раскрывает его взгляд на полевые сообщества: «Под агрофитоценозом (полевым растительным сообществом, искусственным посевом травянистых растений) следует понимать совокупность живущих совместно на одной и той же территории растительных организмов, созданную человеком в целях получения необходимой ему органической массы путем высева травянистых (чаще культурных) растений на специально для этой цели выделенном и соответствующим образом подготовленном полевом участке... Агрофитоценоз представляет собой сложную, развивающуюся в пространстве и во времени систему, все звенья которой связаны между собою сложными биоценотическими отношениями, в основе которых лежит воздействие организмов друг на друга». (Агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, науки об искусственных посевах растений, 1969 : 14).

В апреле 1967 г. по инициативе М. В. Маркова в Казанском университете созывается 1-е межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии. Совещание убедительно показало, как быстро расширяется география и программа исследований полевых сообществ в нашей стране. В 1969 г. опубликованы материалы этого совещания, где М. В. поместил несколько своих работ.

В настоящее время М. В. продолжает исследования в области агрофитоценологии, он руководит несколькими темами по изучению полевых сообществ; недавно им подготовлено первое учебное пособие — «Агрофитоценология». В основу его положены лекции по курсу агрофитоценологии, уже несколько лет читаемые

ым студентам Казанского университета. Это второе учебное пособие, написанное Марковым; первое — «Общая геоботаника» — появилось в 1962 г. Заслуги Михаила Васильевича отмечены правительством. Он награжден орденом Ленина, орденом «Знак почета» и несколькими медалями.

Несмотря на свой возраст, М. В. продолжает интенсивно работать, он полон творческих замыслов. Пожелаем Михаилу Васильевичу крепкого здоровья и многих лет плодотворной деятельности.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ[1]

1958 Больше внимания кормовым угодьям. Сельское хозяйство Татарии, 4 : 24—26.

То же на татарском языке: 23—25.

Влияние подтопления на луговую растительность. Уч. зап. КГУ, 118, кн. 5 : 3—91.

1959 Улучшение лугов и пастбищ. В сб.: Система ведения сельского хозяйства в Татарской АССР. Казань : 202—207.

1960 Кафедра геоботаники и систематики растений. В сб.: Научная деятельность кафедр биолого-почвенного факультета КГУ. Уч. зап. КГУ, 120, кн. 3 : 3—22.

Полевой метод определения активной подачи воды корнем по количеству вытекающей пасоки. Бот. ж., 45, 10 : 1502—1503.

1961 Злаки Татарской АССР. Учебное пособие (определитель). Казань : 1—72.

Опыт изучения взаимоотношений некоторых луговых злаков с щавелем конским (*Rumex confertus* Willd.). Бот. ж., 46, 1 : 82—90. (Совместно с С. А. Марковой).

1962 К вопросу о взаимоотношениях между растениями в чистых посевах. Проблемы ботаники, VI. М.—Л. : 95—102.

Общая геоботаника. Учебное пособие для университетов. М. : 1—451.

О взаимоотношениях между растениями в растительном сообществе. В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Матер. к совещ. по проблемам внутривидовых отношений организмов, 10—14 сентября 1962 года. Томск : 59—61.

Опыт изучения взаимоотношений между растениями в чистых посевах культурных растений. В кн.: Тезисы докладов научн. конф. по вопросам экспер. геоботаники (г. Казань, февраль 1962 года). Казань : 29—30.

Работы в области экспериментальной геоботаники, проводимые кафедрой геоботаники Казанского государственного университета имени В. И. Ульянова-Ленина. Там же : 9—10.

Растительность Татарии. В кн.: Почвы Татарии. Казань : 50—62.

Улучшать естественные кормовые угодья. Сельское хозяйство Татарии, 9 : 34—35.

То же на татарском языке : 34—36.

1963 Проблема «Взаимоотношения между растениями в растительном сообществе» и пути разработки ее на кафедре геоботаники КГУ. В кн.: Итоговая конференция Казанского государственного университета за 1962 год. Краткое содержание докладов. Казань : 14—17.

1964 Луга и методика их изучения. (Приемы исследования естественных кормовых угодий совхозов и колхозов Татарии). Казань : 1—290. (Совместно с С. А. Марковой).

О взаимоотношениях растений в растительном сообществе. В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань : 3—28.

О путях взаимного влияния конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) и некоторых луговых злаков в искусственно созданных смешанных посевах. Там же : 199—243. (Совместно с С. А. Марковой).

Опыт изучения взаимоотношений между растениями в чистых посевах культурных растений. Там же : 69—130. (Совместно с А. С. Казанцевой и Р. Г. Ивановой).

Сорно-полевая растительность и методика ее изучения. (Приемы исследования сорно-полевой растительности совхозов и колхозов Татарии). Казань : 1—246.

1965 Экспериментальная геоботаника и повышение урожайности. Проблемы современной ботаники, 1, М.—Л. : 156—171.

Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе. В кн.: Экспериментальная геоботаника, Казань : 9—89.

Экспериментальное изучение путей управления взаимоотношениями между растениями в посевах культурных растений. Там же : 136—189.

Vispārīgā geobotānica («Общая геоботаника» на латышском языке). Riga : 1—431.

1966 Аллелопатия — одна из форм связи между организмами в растительном сообществе (фитоценозе). Материалы 1-го Всесоюзного симпозиума по физиолого-биохимическим основам формирования растительных сообществ (фитоценозов), (март—апрель 1965 г. М.) : 33—36.

---

[1] Список ранее опубликованных работ М. В. Маркова напечатан в «Ботаническом журнале», № 10 за 1960 г.

1967 Агрофитоценология как раздел геоботаники. В кн.: 1-е межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии (тезисы докладов). Казань : 3—6.

О закономерностях строения фитоценоза и взаимоотношениях между его компонентами. В кн.: Тезисы докладов 2-го Всесоюзного симпозиума по физиолого-биохимическим основам формирования растительных сообществ (фитоценозов). Киев : 6—8.

Первое межвузовское научное совещание по вопросам агрофитоценологии. Вестник с.-х. наук, 8 : 149—151.

1968 Дифференциация деревьев в чистых насаждениях на начальных этапах их развития. Сборник кратких сообщений. Казань : 24—29. (Совместно с Г. А. Федоровым).

К вопросу о динамике агрофитоценозов. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. (Доклады на межвуз. конф. в сентябре 1968 г.). Владимир : 187—188. (Совместно с А. С. Казанцевой).

Культурфитоценология как теоретическая основа создания искусственных посевов. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. : 103—112.

Экспериментальная геоботаника и ее значение для развития агрофитоценологии. Вестник с.-х. наук, 5 : 44—46.

Экспериментальное изучение агрофитоценозов. Проблемы ботаники, X. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л. : 46—57.

Экспериментальное исследование взаимоотношений между растениями в смешанных посевах кукурузы и кормовых бобов. Там же : 65—72. (Совместно с А. С. Казанцевой).

1969 Агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, науки об искусственных посевах растений. В кн.: Материалы 1-го межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии. Казань : 3—15.

Некоторые соображения о путях изучения эдификаторной роли доминантов и кондоминантов фитоценозов. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64 : 5—12.

О маршрутных и стационарных исследованиях агрофитоценозов. В кн.: Тезисы докладов Всесоюзного совещания по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск : 214—216.

О состоянии агрофитоценологических исследований в СССР. Там же : 23—26.

Стационарные и экспериментальные исследования агрофитоценозов. В кн.: Материалы 1-го межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии. Казань : 192—205.

1970 Агрофитоценоз и процесс его становления (к вопросу о филоагроценогенезе). Тр. МОИП, XXXVIII, М. : 108—116.

Маршрутные и стационарные исследования агрофитоценозов на кафедре ботаники Казанского университета. В сб.: Вопросы агрофитоценологии. Казань : 3—9.

Сорно-полевая растительность и методика ее изучения. Учебное пособие. 2-е изд. Казань : 1—51.

Фитоценоз как форма совместного существования растительных организмов. В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев : 12—15.

А. С. Казанцева и В. В. Туганаев.

Казанский государственный университет.

(Получено 13 IV 1971).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 58 : 910.4 (597)

И. В. Грушвицкий

ТРИ ПОЕЗДКИ В ДЕМОКРАТИЧЕСКУЮ РЕСПУБЛИКУ ВЬЕТНАМ

С 9 рисунками

I. V. GRUSHVITSKY. THREE TRIPS TO THE DEMOCRATIC REPUBLIC OF VIETNAM

Первая одномесячная поездка в Демократическую Республику Вьетнам (ДРВ) была осуществлена автором этой статьи в октябре—ноябре 1963 г. совместно с И. И. Брехманом и П. Г Горовым. Уже тогда наряду с задачей общего ознакомления с лекарственными растениями этой тропической страны и их применения в народной медицине определилась и более узкая направленность наших изысканий, которая наметилась в ходе предшествовавших работ на юге Приморского края. Мы имеем в виду многолетние комплексные исследования женьшеня — *Panax ginseng* C. A. Mey. (*Araliaceae*). Эти работы увенчались, как известно, введением препаратов из корней женьшеня в советскую фармакопею, а самого растения — в промышленную культуру в южной части Приморского края. Мы имеем в виду далее поразительно успешные поиски других растений — источников средств женьшенеподобного (тонизирующего, стимулирующего, адаптогенного) действия в составе дальневосточной флоры и именно среди произрастающих здесь других видов аралиевых.

Успех этих поисков (в настоящее время 5 из 8, т. е. более 50% дальневосточных представителей аралиевых, нашли применение в научной медицине), а также наличие в Юго-Восточной Азии одного из богатейших в мире центров видового разнообразия этого в основном тропического и субтропического семейства[1] определили наш интерес к аралиевым Северного Вьетнама как к перспективному и богатому источнику новых средств женьшенеподобного действия.

Поездка 1963 г. подтвердила, что многие широко распространенные в ДРВ аралиевые издавна применяются в «восточной» (вьетнамской) медицине, причем во многих случаях именно как источник тонизирующих средств (Грушвицкий, 1967; Гриневич и Брехман, 1970). В то же время выяснилась крайне слабая изученность видового состава этого семейства во флоре ДРВ.

Отсюда и возникла задача возможно более полного систематического изучения вьетнамских аралиевых как необходимого фундамента для последующего их сравнительно-фармакологического изучения. Эта задача и выполнялась автором статьи вслед за названной экспедицией 1963 г. также в поездках 1966 г. (в октябре—декабре) и 1969—1970 гг. (ноябре—январе); в полевых маршрутах работа проводилась с помощью Н. Н. Арнаутова, а периоды камеральной обработки материалов — совместно с Н. Т. Скворцовой и вьетнамской аспиранткой Ха Тхи Зунг.

Вьетнамские учреждения (Государственный комитет по науке и технике ДРВ, Институт лекарственных растений, Главное управление лесного хозяйства ДРВ), их руководящие работники тт. Нгуен Тао, Нгуен Ван Хыонг, Чан Ван Луан, Нгуен Ван Дан и вьетнамские специалисты с большим интересом и вниманием относились к этим изысканиям. В этом отчасти отразилось понимание безусловной необходимости инвентаризации всей вьетнамской флоры как основы для все расширяющихся в ДРВ работ по освоению растительных ресурсов.

Сообщая о наших поездках (рис. 1) и своих впечатлениях, мы не будем придерживаться хронологического порядка. Прежде всего остановимся на самом Ханое и на маршрутах в ближайшие окрестности столицы ДРВ.

---

[1] Только в Китае распространено более 150 из примерно 800 видов этого семейства (Li, 1942, с дополнениями Hoo a. Tseng, 1965).

Ханой — красивый тропический город. Состав его зеленых насаждений весьма разнообразен, хотя преобладающих пород не так уж много. Большая их часть — это древесные породы, по-видимому, еще в прошлом веке интродуцированные сюда французскими колонизаторами из разных тропических стран. Таковы особенно широко распространенные могучие африканские кайи — *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. (*Meliaceae*), чьи кроны, смыкаясь, образуют на некоторых улицах сплошные зеленые пологи, а стволы в верхней части и ветви нередко сплошь покрыты эпифитными папоротниками и орхидеями. Среди этих невысоко над землей канделябровидно ветвящихся перистолистных деревьев часто попадаются столь же могучие, с таким же ветвлением перистолистные деревья местной породы *Dracontomelum duppereanum* Pierre (*Anacardiaceae*).

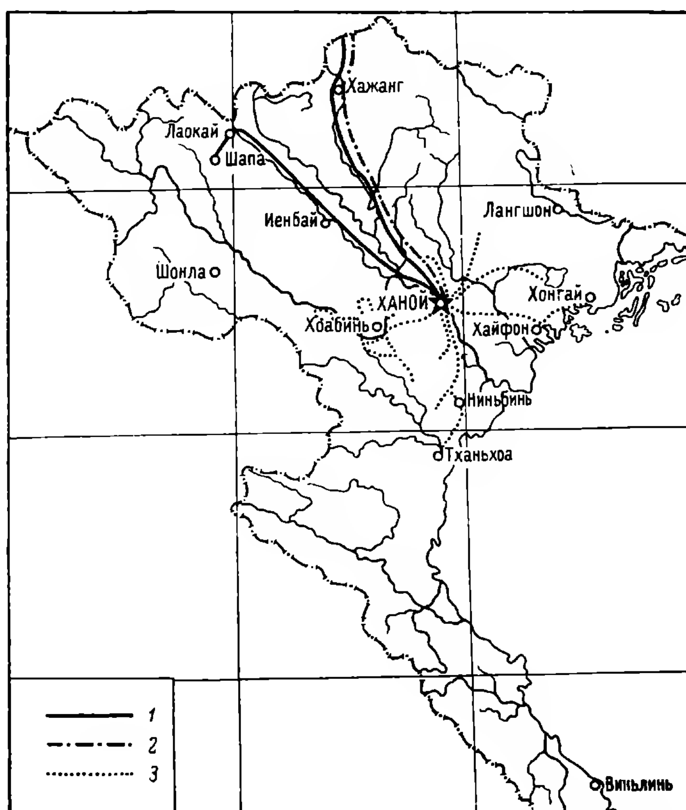


Рис. 1. Маршруты И. В. Грушвицкого в Северном Вьетнаме.

1 — в 1963 г.; *2* — в 1966 г.; *3* — в 1969—1970 гг.

Ближе к окраинам улицы-дороги часто обрамлены бесконечными рядами мадагаскарской породы *Delonix regia* Rafin. (*Caesalpiniaceae*) с его ажурными кронами, пламенеющими весной в период цветения. Вдоль других улиц, как и в придорожных насаждениях, на идущих от столицы дорогах тянутся ряды казуарины — *Casuarina equisetifolia* Forst. (*Casuarinaceae*). Ее поразительная неприхотливость объясняется наличием на корнях клубеньков с азотофиксирующими актиномицетами (Becking, 1970). В зеленом обрамлении ханойских прудов наряду с *Salix babylonica* L. среди различных фикусов нередок молодой *Ficus benjamina* L. с целыми занавесями воздушных корней (рис. 2).

В парках Ханоя можно видеть красивые кусты аралиевых — новокаледонский *Polyscias balfouriana* Bailey с белоокаймленными листочками, а также широко культивируемый в тропических странах (родина — о-ва Тихого океана) декоративный кустарник *Polyscias fruticosa* (L.) Harms et Prantl. Последний особенно обычен в вазонах в интерьерах музеев и других общественных зданий, у входов в буддийские храмы и близ пагод, например у знаменитой Пагоды на одном столбе.

Невдалеке от Пагоды на одном столбе, на улице Дьенбьенфу, можно видеть интересную группу африканских масличных пальм — *Elaeis guineensis* Jacq. (рис. 3). По словам вьетнамских коллег, обреченность этих красивых пальм на скорую гибель вследствие «поглощения» фикусом-удушителем впервые обнаружил известный советский ученый Павел Александрович Баранов, чью память высоко

чтут здесь в кругах ботаников. В природе, как говорят, фикусы-удушители чаще поселяются на двудольных и особенно на гигантской *Terminalia myriocarpa* Heurck et Muell. Arg. (*Combretaceae*). Наконец, в парках часто встречается пышноцветный быстрорастущий тик — *Tectona grandis* L. (*Verbenaceae*). У ограды зоологического сада (он же и ботанический сад) мы видели молодое четырехлетнее деревцо тика высотой 8 м.

Не все в этом устоявшемся за десятилетия ассортименте ныне удовлетворяет. Так, недавно было принято решение не вводить больше в посадки кайю как породу слишком ветровальную; по словам вьетнамцев, во время одного из последних тайфунов (в 1969 г.) 90% поваленных деревьев составляла именно кайя.

Поездка в Бави (10 X 1963) заняла только один день. Бави — возвышенность посреди широкой равнины р. Красной, всего в 50 км к западу от Ханоя (в пров. Хатай).



Рис. 2. *Ficus benjamina* L. с воздушными корнями на берегу озера Возвращенного Меча в г. Ханое.

По дороге — бескрайние рисовые поля. Среди них часто встречаются водоемы, то почти целиком заросшие лотосом — *Nelumbo nucifera* Gaertn., то синеющие буйно цветущей *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (*Pontederiaceae*), то, наконец, сплошь покрытые ковром из *Pistia stratiotes* L. (*Araceae*). В зарослях последней можно было наблюдать бредущих по колено, а то и по пояс в воде мальчиков с мешками на поясе, заготавливающих писцию... на корм свиньям. Нам, знакомым с этим растением лишь по редким гербарным образцам и почитающим его как замечательный пример связующего звена между двумя семействами, первое время это казалось кощунством.

Скоро вдали в голубой дымке появляется Бави (в переводе три горы). Из трех вершин видны только две по 600 м высоты; третья, более высокая, скрыта в тумане.

У подножья Бави — небольшой поселок. На его окраине обращает на себя внимание крупноцветковый *Abelmoschus moschatus* (L.) Medic. Это растение из семейства мальвовых с корнями, напоминающими фигуру человека, используется как тонизирующее средство, но, главное, как противоядие при укусах ядовитых змей. Вообще здесь, где последних так много (виды pp. Bungarus, Ancistrodon и др.), немало и растений, используемых как средства спасения от их укусов. Нам называли в числе их *Centella asiatica* (L.) Urb. (обладает также противоастматическим действием), виды *Schefflera* и *Aralia armata* Seem. из аралиевых, *Polygonum multiflorum* Thunb. (экстракт из него с мышьяком и медным купоросом считается лучшим средством) и др.

В поселке — кооператив Вышион, специализированный на заготовке ценной древесины (эфиромасличные *Styrax tonkinense* Pierre, *Eucalyptus* spp. и др.), а также на выращивании лекарственных растений.

От поселка подъем в гору сразу крутой; склоны покрыты травянистым или

изреженным кустарниковым чангом (чангами вьетнамские ученые называют различные безлесные, чаще всего кустарниковые формации). Тропа то пересекает знойный чанг, то ныряет в глубь небольшого участка влажного тропического леса. В лесу сумрачно и влажно; деревья довольно высокие, часто с крупными эпифитными папоротниками на стволах и ветвях; на почти голой почве — кустовидные плауновые *Selaginella* spp.

Навстречу нам шли женщины народности манн. В их корзинах, кроме клубней маниоки, оказались листья *Schefflera* sp. (средство против головокружения),



Рис. 3. Фикус-удушитель — *Ficus* sp. на масличной пальме в уличных посадках г. Ханоя.

побеги *Centella asiatica*, бархатистые снизу листья *Rubus alcaefolius* Poir. (диуретическое средство).

На высоте около 400 м, на гребне горы — сосновая роща из *Pinus merkusiana* (Jungh. et de Vries) Colling et Gaussen, как теперь ее следует называть в отличие от близкородственного островного вида, распространенного на Зондских и Филиппинских островах, *P. merkusii* Jungh. et Vries (Colling, Gaussen, 1969). Чувствовалось нечто близкое, особенно из-за того, что здесь в травяном покрове встречаются орляк и подорожник. Но наряду с ними здесь оказались крупнолистный *Mallotus* sp. (*Euphorbiaceae*) и обильно цветущая *Melastoma* sp. (*Melastomaceae*).

Наконец, мы достигли окруженного дикими бананами питомника лекарственных растений (431 м над ур. м.), где в условиях культуры испытываются горные и интродуцируемые с севера растения, в том числе и женьшень и его «вьетнамский брат» *Panax pseudo-ginseng* Wall. (по-вьетнамски там тхат). Мы констатировали, что и тот и другой здесь растут плохо и явно деградируют год от года. По-видимому, условия здесь все же недостаточно «северные».

Следует подчеркнуть, что женьшень входит в состав многих рецептов восточной медицины, вследствие чего его издавна импортируют, и одна из сокровенных

надежд вьетнамских врачей, да и вьетнамской общественности в целом — иметь свой женьшень. О его высокой популярности свидетельствуют, в частности, обозначения ряда вьетнамских лекарственных растений, очевидно, обладающих тонизирующим действием; их называют женьшенем — «вьетнамским», «южным», «красным» и т. д. (о чем говорит слог «sâm», входящий в их название). Это — *Curculigo orchioides* Gaertn. (*Hypoxidaceae*) — Sâm cao, *Talinum crassifolium* Willd. (*Portulacaceae*) — Tho caoly sâm, *Vigna vexillana* (L). Benth. (Fabaceae) — Sâm chi и другие, всего 8 видов.

Вообще же растений, применяемых во Вьетнаме как источники тонизирующих средств, здесь не менее 40 видов, кроме того, имеется 8 средств животного происхождения, включая настойку из живущей обычно на стенах и потолках хижин ящерицы гекко-гекко.

Несмотря на то что первичная растительность Бави значительно изменена, здесь, вблизи Ханоя, по-видимому, немало эндемов, например *Acanthopanax baviensis* Viguier и *Schefflera pauciflora* Viguier только из аралиевых.

Несколько более далеким (около 80 км к северу от Ханоя) и более продолжительным (22—24 XI 1969) был наш маршрут в Тамдао. Это горная цепь, являющаяся продолжением горных массивов севера, внедряется на равнинную территорию на границе провинции Ханой и Виньфу, но относится к последней.

От примыкающей к горам равнины дорога поднимается по крутому склону извивами, проходя примерно до высоты 700 м через влажные вечнозеленые леса низинного и предгорного тропического пояса (по Фан ке Локу, 1969); впрочем, эти леса в значительной степени вырублены и замещены чангами. Но вот участки леса с диптерокарповыми (*Vatica, Dipterocarpus*), соннератиевыми (*Duabanga*) и представителями других чисто тропических семейств остаются позади. Выше и до самых вершин идут вечнозеленые влажные леса низкогорного тропического пояса с господством видов *Fagaceae, Theaceae, Lauraceae*, хвойных — *Podocarpus neriifolius* Don и *Cephalotaxus* sp. и с множеством папоротников.

Станция лекарственных растений расположена на высоте 920 м над ур. м. в курортном поселке (тут же находится гостиница, служившая нам базой). Отсюда мы совершили ряд экскурсий, в том числе к двум из четырех вершин (самая высокая 1600 м).

Под пологом леса, даже на крутых склонах, много древовидных папоротников, в том числе самый крупный здесь *Gymnosphaera* sp. (до 15 м выс.). Специально интересуясь аралиевыми, мы заметили, что их почти нет в тени леса, но уже на несколько осветленных местах они появляются неизменно и местами в изобилии. Это виды рода *Schefflera*, *Brassaiopsis*, *Heteropanax*, *Aralia* и др. Очень декоративны молодые экземпляры *Brassaiopsis glomerulata* Kuntze с совершенно шаровидной кроной. Впрочем, такая форма кроны, а отсюда и пальмовидный габитус, как мы убедились, свойственна и многим другим аралиевым — в родах *Schefflera* (рис. 4), *Heteropanax, Trevesia, Macropanax* и др. Эта форма кроны является следствием свойственного всем им очень слабого ветвления и сближенности крупных длинночерешковых листьев на концах ростовых побегов и может, по всей вероятности, рассматриваться как возрастная фаза этих растений (с возрастом ствол ветвится и крона разрастается). Несколько видов *Schefflera* здесь произрастают, как эпифиты, иногда на большой (до 18 м и выше) высоте.

Даже наше кратковременное пребывание в Тамдао показало, что этот столь близкий к Ханою пункт еще полон малоисследованных, эндемичных и новых видов.

Наиболее дальними маршрутами были поездки в провинции Лаокай и Хажанг.

Поездка в провинцию Лаокай заняла у нас 7 дней (18—24 X 1963). В те годы (до 1966 г.) эта экскурсия была едва ли не обязательной для всех зарубежных ботаников. Она совмещала и привлекательность чисто познавательную (пересечение всего Северного Вьетнама до самой границы с КНР, обозрение самой высокой точки не только Вьетнама, но и всего Индокитая — хр. Фансипан с максимальной высотой 3142 м над ур. м.), с наблюдением необычно разнообразных ландшафтов, и относительно легкую в то время доступность. Действительно, поезд от Ханоя за 13 часов доставил нас в провинциальный центр г. Лаокай, а оттуда автобус еще за несколько часов довез до самого места назначения — пос. Шапа.

Путь к Лаокаю становится особенно интересным со второй его половины, примерно от ст. Иенбай. Поезд оставляет позади широкие земледельческие равнины, затем обширную полосу холмов, покрытых вторичными бамбуковыми зарослями, и выходит к Красной реке. Теперь железная дорога прорезает джунгли, конечно далекие от первичных, но все же поражающие воображение северянина.

Деревья, деревца и кустарники на опушке — все скрыто под водопадом лиан; над их волнистым ковром возвышаются лишь отдельные гиганты, часто с канатами воздушных корней и гнездами крупных эпифитных папоротников. На крутых склонах среди кружева более мелкой листвы там и здесь выделяются крупные светло-зеленые пятна — листья наземных ароидных, очевидно, *Alocasia macrorrhiza* (L.) Schott.

На опушках, а то и открыто, постоянно встречаются невысокие пальмовидные деревца *Trevesia palmata* Vis., очень похожие издали на *Carica papaya* L. Это сходство подчеркивается во вьетнамском названии тревезии ду ду рын, что значит «дикая папайя». При огромном разнообразии тропической флоры встречаются и другие

«зеленые двойники» аралиевых. Так, молодые *Gossampinus malabarica* (DC.) Merr. (*Bombacaceae*) издали похожи на представителей рода *Schefflera*, некоторые виды *Rubus* — на виды *Acanthopanax* и т. д. Однако очень скоро мы уловили характерную черту аралиевых, позволяющую безошибочно отличать их в природе даже в вегетативном состоянии. Такой чертой оказались сближенные серповидные рубцы (рис. 5), образующиеся благодаря расширению черешка у стебля в полуохватывающее его влагалище (черта, роднящая аралиевые с зонтичными).

На участках саванн особенно заметны перистолиственные деревца *Oroxylon indicum* (L.) Vent. (*Bignoniaceae*) со свисающими с ветвей длинными и плоскими плодами, заполненными крылатыми планирующими семенами, а также и больно жалящими рыжими муравьями. О замечательных лечебных свойствах отвара из коры этого обычного здесь растения как средства против тяжелых аллергических заболеваний уже есть интересная публикация (Голиков, Брехман, 1967).

Во время короткой остановки в г. Лаокае мы успели побывать на городском базаре. Здесь продаются кисловатые плоды *Averrhoa carambola* L. (*Oxalidaceae*), бананы, плоды *Citrus deliciosa* Ten., ростки бамбука, маниока



Рис. 4. *Schefflera palmiformis* Grushv. et N. Skvorts. с шаровидной кроной на гребне скалистой горы (провинция Шонла).

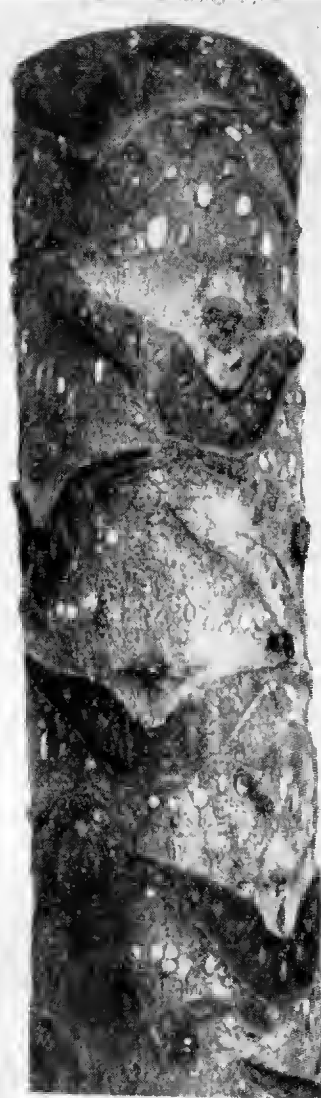


Рис. 5. Участок ствола *Schefflera hypoleuca* (Kurz) Harms с серповидными листовыми рубцами.

и множество других продуктов пищевого рациона. Из лекарственных продаются корни «вьетнамского женьшеня» — там тхат, другие растения тонизирующего действия, например корневища *Aconitum fortunei* Hemsl. Продается, и по очень дорогой цене, высокоценимое здесь средство от ревматизма — экстракт из костей тигра, оленя, обезьяны и медведя.

В городских посадках наше внимание привлекло хлебное дерево — *Artocarpus integer* (Thunb.) Merr., мощный ствол которого был облеплен различными эпифитами, в том числе мясистолистной дисхидией — *Dischidia acuminata* Cost (*Asclepiadaceae*). В садах много *Carica papaya*, а также *Melia azederach* L., стволики которой дают ценный отделочный материал, а кора корней — противоглистное средство.

Дорогу от Лаокая до Шапа окружают большей частью посевы и посадки или вторичная сильно измененная растительность. Поэтому изменение высоты над уровнем моря (от 302 м в г. Лаокае до 1500 м в Шапа) узнается более всего по изменению состава культур на полях и по отдельным дикорастущим растениям.

Плантации ананаса (близ Лаокая мы видели их под пологом деревьев) сменяются неизменной маниокой, еще выше появляются посевы кукурузы, на склонах гор, окружающих дорогу, — террасированная культура риса. В придорожных зарослях на всем пути дикие бананы с ярко-красными покрывалами соцветий. С высоты 500—600 м все чаще попадаются древовидные папоротники, выше 1000 м в посадках высокие куннигамии — *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. Они украшают и пос. Шапа, где у самой гостиницы мы с радостью увидели уже нам знакомого *Juglans regia* L. По данным Фан Ке Лока (1969), в Северном Вьетнаме всего несколько тысяч деревьев грецкого ореха, первоначально завезенного сюда из Китая.

Шапа в свое время был пристанищем состоятельных французов, куда, спасаясь от жары равнин, они уезжали на летние месяцы. Но когда мы были там, в октябре, в прохладном воздухе висел моросящий туман, так называемый крошен; была промозглая и нездоровая погода.

Даже ближайшие окрестности Шапа — настоящий рай для ботаника. Здесь, между прочим, была дача известного французского ботаника и коллектора Петло. По словам вьетнамцев, все свои сборы он делал, почти не отходя от дачи. И тем не менее эти сборы огромны; они позволили ему выявить множество новых для флоры Индокитая видов, и продолжение их обработки в настоящее время дает все новые и новые дополнения к ней. Но оказывается, что и сборами Альфреда Петло (A. Petelot) не исчерпывается поразительное богатство здешней флоры. Даже наши небольшие походы на расстояния 5—6 км от поселка дали новый богатый материал. Мы обнаружили здесь целый ряд новых аралиевых; одни из них ранее были известны только из Китая, другие оказались видами, новыми для науки. Так, у самой горной дороги, не более чем в 2 км от Шапа, среди скалистых нагромождений мы нашли первого для флоры ДРВ представителя секции *Agalma* рода *Schefflera* с расположением цветков не в зонтиках, а в кистях; это новая разновидность китайского вида *Sch. delavayi* — *Sch. delavayi* var. *pubinervis* Grushv. et N. Skvorts.

Величественная цепь Фансипан, видная из окна гостиницы в редких просветах в тумане, к сожалению, так и осталась для нас недоступной. Лишь немногие ботанические экспедиции имели возможность подняться по склонам этих гор до пояса моховых лесов и тем более до вершины. В недавние годы вьетнамские ботаники предприняли ряд восхождений, которые дали много нового.

Из всех наших экскурсий, пожалуй, наиболее интересными были маршруты к самому подножью Фансипана и в заповедный лес Лосытун.

От пос. Шапа к подножью Фансипана идет спуск и сразу за мостом через поток, образующий невдалеке красивые каскады водопадов, начинается подъем на крутой склон, покрытый здесь зарослями колючего бамбука. Сырая лощина изобилует древовидными папоротниками, различными древовидными, обычно пальмовидными, и эпифитными аралиевыми. В густых прибрежных зарослях мы нашли дендропанакс — *Dendropanax* sp. в виде лианы, что, вообще говоря, совершенно не свойственно этому роду (в отличие от близкого рода *Hedera*), и много других представителей интересующего нас семейства.

По дороге к Лосытуну нам показали питомник лекарственных растений. Здесь на площади 3 га испытывалось в культуре 280 видов, многие из них северные. Таковы выращенные из семян, полученных из СССР, ГДР, Румынии, КНР и других стран, *Phellodendron amurense* Rupr., *Digitalis* sp., *Taraxacum officinale* Wigg., *Foeniculum vulgare* Mill., *Cichorium intybus* L. и, конечно, женьшень. Последний растет здесь несравненно лучше, чем в Бави и Тамдао. Вводятся в культуру и местные дикорастущие лекарственные растения: *Panax pseudo-ginseng*, *Codonopsis* sp., *Dipsacus* sp., *Ligusticum wallichii* Franch. и др. Большой участок занят аконитом *Aconitum fortunei* Hemsl. (дикорастущий в районе Бакха той же провинции).

Из питомника уже видны облесенные склоны Лосытуна. Территория его еще при французах была объявлена заповедной и сохраняет этот статус в известной мере и сейчас. Однако выборочная рубка, особенно крупных деревьев, ведется и сейчас, о чем свидетельствуют свежие пни иногда по нескольку метров в окружности. Стволы более крупных деревьев усажены эпифитными папоротниками и небольшим количеством эпифитных мхов и лишайников. Много древовидных папоротников высотой до 6 м. Напочвенный травяной покров редкий: несколько видов папоротников, *Amomum* sp., а под ними булавоносцы — *Balanophora* sp. На опушке у дороги, а также на осветленных участках леса поражает разнообразие и обилие аралиевых, местами образующих нечто вроде «аралиевых ассоциаций». Выше по склону, в тени леса был найден новый вид *Schefflera* (*Sch. vietnamensis* Grushv. et N. Skvorts.) с поразительными пучковатосложными листьями, которые впоследствие мы охарактеризовали как новый тип сложных листьев (Грушвицкий, Скворцова, 1966, 1970). Тут же в редком подлеске мы нашли колючий кустарник, в котором с большой радостью узнали первого для флоры ДРВ представителя рода *Eleutherococcus*.

Запасы полезных растений этой провинции разнообразны и огромны. Это можно показать на примере хотя бы клубненосных диоскорей. По словам местных специалистов, Лаокай мог бы вывозить тысячи тонн высокоцелебных клубней этих растений. Но до сих пор чаще всего они используются на месте в пищу после основательной предварительной обработки.

Провинция Хажанг особо интересна во многих отношениях. Прежде всего, соседствуя на западе с провинцией Лаокай, она образует самый северный выступ Северного Вьетнама; крайняя северная точка этой провинции и Вьетнама в целом — пос. Лонгпо (23°22′ с. ш.) находится всего в 10 км от северного тропика, пересекающего южную часть граничащего с ДРВ Гуанси-Чжуанского автономного района КНР.

Вся гористая пров. Хажанг, в отличие от Лаокая, почти не посещалась ботаниками, и в известной «Общей флоре Индокитая» (Lecomte et Gagnepain, 1907—1951) полностью отсутствуют указания на местонахождения каких-либо растений



Рис. 6. Гигантские злаки в саванне в окрестностях Тьенквана.

из этой провинции. Эту провинцию — во флористическом отношении «белое пятно» — нам удалось посетить дважды: в октябре 1963 г. (11—16 X) и в ноябре—декабре 1966 г. (25 XI—9 XII).

Путь до провинциального центра г. Хажанга (около 300 км от Ханоя) на автомашине занимает два дня с остановкой на ночевку (в 1966 г. — на дневку, поскольку движение по дорогам осуществлялось только ночью) в г. Тьенкване. Первую половину пути мы уже описали; это, по-существу, та же дорога, что и в Тамдао и поездом в Лаокай. Те же бесконечные рисовые поля, плантации ананаса, сахарного тростника, кофейного дерева и других типично тропических культур. В ряде районов, выращивая рис 2—3 раза в год, здесь добиваются рекордных урожаев, почти 5 т с 1 га. Этому способствует, в частности, нанесение на поля слоя ила из Красной реки.

Не доезжая до Тьенквана, мы попадаем в среднегорный район. Здесь преобладают посевы культур второстепенного значения — батата, маниоки и др. Маниока не терпит переувлажнения; ее посадки, затеняющие красноватую почву ажурной листвой, нередки поэтому на более или менее крутых склонах. Крайне неприхотливое растение, маниока великолепно размножается вегетативно. По пути, среди саванн с гигантскими злаками (рис. 6), в том числе с широко распространенной в ДРВ *Imperata cylindrica* Beauv., мы неоднократно видели участки с только что высаженными после уборки урожая (в октябре—ноябре) стеблевыми черенками маниоки с остатками засохших листьев. О маниоке здесь говорят с уважением, как о «заслуженном» растении, спасшем вьетнамцев от голода в годы войны Сопротивления.

Дорога все чаще прорезает облесенные ущелья. В них высокие деревья, увитые лианами и покрытые эпифитами. Телеграфные столбы вдоль дороги — из живых деревьев. Это — то пальмы, то бамбуки, то чаще всего стволы *Gossampinus malabarica*. Изоляторы естественно маскируются порослью молодых веточек. Мосты маскируют искусственно и притом весьма изобретательно посадкой вдоль перил бананов, иногда сахарного тростника в корзинах с землей.

Почти сразу за Тьенкваном, улицы которого затенены горизонтально распростертыми ветвями *Terminalia catappa* L. (родом с Андаманских островов) с кожистыми как у фикуса, но опадающими на зиму листьями, и другими деревьями, начинается широкая полоса вторичных бамбуковых зарослей (след «раи» — истребления первичных лесов огнем под сельскохозяйственные угодья). Бесконечные эти холмы, одетые одним бамбуком, издали создают картину какого-то верхнепалеозойского ландшафта с господством каламитов. Далее на север все чаще попадаются хижины на сваях, все более девственный, нетронутый вид приобретают леса.

Город Хажанг богато озеленен. Там и здесь высятся крупнолистные купола *Tectona grandis*, много *Delonix regia*, *Gossampinus malabarica*. По канавкам, у изгородей нередка мимозоподобная одичавшая (родина — тропическая Америка) леуцена — *Leucaena glauca* Benth. (*Mimosaceae*), высокоценимая здесь как первоклассный источник противоглистных средств. Тут же прижимается к почве *Euphorbia thymifolia* Benth. (средство против дизентерии).

Расположенный на небольшой высоте (порядка 130 м над ур. м.) г. Хажанг имеет жаркий климат. В декабре обычна температура 18° и выше. Рощи высоких бамбуков, плантации сахарного тростника окружают город.

На ближайших горах, там, где еще сохранился лес, он густой, почти непроницаемый для света. На голой почве, кое-где покрытой опавшей листвой, только виды *Selaginella*, да редкие папоротники. В подлеске много древовидных папоротников. Их листья, листья *Caryota* sp. и ароидных, включая прилипшие к стволам *Pothos* sp., густо покрыты эпифиллами.

В одной из экскурсий в окрестные низменные и предгорные леса (в 8 км к югу от города) на берегу речки мы нашли диоскорею с красящими клубнями (*Dioscorea cirrhosa* Lour.), а также новый вид эпифитной шефлеры — *Schlefferа trungii* Grushv. et N. Skvorts., там же на листе чайного дерева — *Thea assamica* Mast. мы обнаружили два растеньица-эпифилла с продолговато-эллиптическими листьями и с прилипшими к листу растения-хозяина корневищами (рис. 7).



Рис. 7. Цветковый эпифилл на листе *Thea assamica* J. V. Mast. (провинция Хажанг).

Первоначальное подозрение, что это ювенильные папоротники, отпало после любезного просмотра образцов проф. Тардье-Блё (Париж). По мнению этого видного специалиста по папоротникам Индокитая, очевидно, мы нашли молодые растеньица из сем. *Orchidaceae*. Впоследствии в маршрутах по провинции Хоабинь мы находили такие цветковые эпифиллы (возможно, из сем. брусничных) на листьях аралиевых и убедились, что подобные случаи не являются редкостью.

Заметим, что об эпифилльном произрастании цветковых умалчивает подавляющее большинство авторов работ о тропических лесах; о нем лишь вскользь упоминает Ричардс (1961 : 146) в следующих словах: «...лист может покрыться густым войлочком эпифильных мохообразных, в котором иногда прорастают семена цветковых растений (например, орхидей, *Bromeliaceae*), никогда, разумеется, не достигающих взрослого состояния».

Да, конечно, растеньица, подобные найденным нами, нельзя причислить даже к факультативным эпифиллам. Но самое любопытное то, что во всех случаях мы обнаружили их не среди «густого войлочка», а на совершенно гладкой поверхности листьев, где, кажется, негде зацепиться даже пылевидным семенам орхидных. Это относится, по нашим наблюдениям, и к эпифильным мохообразным, обычным, например, на глянцевитых листьях широко распространенного деревца здешних лесов *Taxotrophis macrophylla* (Blume) Boerl. (сем. *Moraceae*). На это парадоксальное явление (гладкие листья заселяются эпифильными мохообразными даже скорее, чем листья шероховатые) уже обращено внимание автором обстоятельной монографии об эпифиллах центральноамериканских лесов Винклером Сихардом (Winkler, 1967).

Наша цель — местечко Фобанг лежит за рядом перевалов (высотой до 1620 м) к северо-востоку от Хажанга. Склоны гор по пути большей частью безлесные, покрытые кустарниковыми или травянистыми чангами.

С борта автомобиля над густым травяным покровом (различные злаки, полыни и т. д.) узнаются по своеобразному четкому жилкованию листья видов *Melastoma*, иногда видны мелколистная *Litchi cubeba* Radl. (*Sapindaceae*) с мелкими цветками

на ветвях и *Rhodomyrtus tomentosa* (Ait.) Hassk. (*Myrtaceae*). Там и здесь бросаются в глаза пальмовидные деревца *Aralia* aff. *chinensis*, издали очень похожие на нашу дальневосточную *A. mandshurica* Rupr. et Maxim., и прямые стволики *Heteropanax fragrans* (Roxb.) Seem. с шарами-кронами наверху. На крутых склонах преобладающих здесь известковых гор даже на высоте 900—1100 м всю эту низкорослую растительность осеняет величественная *Caryota bacsonensis* Magalon со свисающими из-под широкой кружевной кроны ветвями соцветий, описанная из соседней провинции Баккан.

В ущельях царит пышная и разнообразная растительность. Остановка близ первого перевала (1060 м над ур. м.) в 44 км от Хажанга позволила нам познакомиться с удивительным вьетнамским протейным *Helicia fuscotomentosa* Suesseng. похожим на неведомый древовидный папоротник.



Рис. 8. «Двухъярусные» дынные деревья — *Carica papaya* L. в селе Чанчим (провинция Хажанг).

Здесь же, в густых непроходимых зарослях, оказался целый мир новых для нас (частично новых и для науки) аралиевых: очень колючий *Brassaiopsis* sp., другое аралиевое с пальчатолопастными листьями, даже родовую принадлежность которого мы пока еще не смогли установить.

Найденное здесь же и со всеми предосторожностями собранное в гербарий вьющееся растение с супротивными листьями и некрупными желтыми цветками *Gelsemium elegans* (Gardn. et Champ.) Benth. (*Loganiaceae*) оказалось одним из наиболее опасных во Вьетнаме ядовитых растений. Сок листьев гельсемиума обладает сильным курареподобным действием (Ornduff, 1970) и, по словам вьетнамцев, трех листьев, принятых внутрь, достаточно, чтобы вызвать смерть.

Кроме гельсемиума, к группе токсичных причисляют еще не менее 12 видов вьетнамских растений, в том числе знаменитый анчар *Antiaris toxicaria* Leschen. (*Moraceae*). Использование на охоте и в военных целях смоченных соком этих растений строл было широко распространено в прошлом; местами практикуется оно и ныне.

Между перевалами дорога долго идет по плоскогорью на высоте 700—800 м. Вдоль реки — заросли, очевидно, одичавшей финиковой пальмы *Phoenix robelenii* O'Brien, кругом поля кукурузы, цветущей гречихи и, конечно, риса. В селе Чанчим у самой дороги высятся три папайи — *Carica papaya* с необычного вида двухэтажными кронами (рис. 8). По обрывистым склонам к самому полотну дороги почти на всем ее протяжении сползают плети фиолетовоцветковой *Pueraria* sp. (возможно, *P. montana* [Lour.] Merr.), живо напомнившие мне «плащи» из *P. hirsuta* Matsumura вдоль дорог в корейских горах (Воробьев, Грушвицкий, 1958).

Наконец, — спуск с последнего перевала и впереди Фобанг. Некогда, при французах, он был крепостью. И, действительно, трудно представить себе более удачное для этой цели положение. Зажатый в межгорной котловине, Фобанг сам приподнят, как на пьедестале, на небольшой, но крутосклонной возвышенности; вокруг поселка как стражи выстроились высокие куннингамии и эвкалипты. Высота — 1400 м над ур. м., и здесь уже чувствуется дыхание зимы; в начале декабря (время нашего прибытия в Фобанг) днем температура 9—12°, а под утро — всего 3—4° (самая низкая, зарегистрированная здесь в 1963 г., температура —5° держалась всего несколько часов). И это при почти до предела насыщенном влагой воздухе. В день нашего приезда школьники были распущены по домам, а в учреждениях был объявлен выходной день. На окружающих горных склонах (высотой 2000—2400 м) среди буйной зелени там и здесь горели яркожелтые пятна каких-то, очевидно, листопадных пород.

Фобанг и ближайшие к нему затерянные в горах населенные пункты являются единственным в ДРВ районом выращивания «вьетнамского женьшеня». Мы детально ознакомились с плантациями этого интересного растения и в итоге имели возможность сообщить местным работникам подробные рекомендации по улучшению его агротехники. Корни там тхата применяются как средство против фурункулеза, как кровоостанавливающее средство и как тонизирующее и т. д.

Плантации невелики, со всех сторон окружены оградой из переплетенных бамбуковых ветвей и на небольшой высоте (1.7 м) целиком закрыты пологом из ветвей куннингамии. Более подробные сведения об этом интересном и полезном растении и о приемах его выращивания сообщены нами в ряде статей (Грушвицкий. 1965, и др.).

Из всех совершенных в окрестностях Фобянга маршрутов мы остановимся лишь на самом интересном — на восхождении (3 XII 1966) на безымянную высоту 2000 м. Начало пути по берегу небольшой речушки проходило мимо зарослей *Alnus nepalensis* D. Don, на ее обнажившихся корнях были видны коралловидные наросты, вызванные азотфиксирующими актиномицетами. Заменяя наши ивы, русло речки сопровождали заросли *Solanum verbascifolium* L., применяемого в восточной медицине. Г. В. Микешин, ставший за годы работы в ДРВ хорошим знатоком вьетнамской природы, рассказывал нам, что на юге ДРВ позиции наших ив по берегам рек занимает внешне их напоминающая *Homonoia riparia* Lour. (*Euphorbiaceae*).

Из интереснейших находок отметим плющ — *Hedera sinensis* (Tobl.) Hand.-Mazz. Впервые мы нашли его близ Шапа, там же, где это растение было впервые найдено в Индокитае Петло. Мы открыли его новое местонахождение во Вьетнаме. Более того, в отличие от первой точки, здесь оказался не единичный экземпляр, а широко распространенные заросли; плющ то взбирается по стволу куннингамии, то устилает скалы, то стелется по земле. В дальнейшем мы обнаружили плющ еще в одной точке, значительно южнее, на границе провинций Шонла и Хоабинь. По словам местных жителей, «там зит фон», как здесь называют плющ, применяется для лечения ревматизма, а это едва ли не главное средство в таких гористых районах.

На высоте 1700 м тропа вывела нас к месту, где была сделана интересная находка. Поперек тропы лежал ствол дерева. По соцветиям с зонтиками с крупными черными костяками и своеобразным пальчатосложным листьям мы узнали в нем древовидный акантопанакс — *Acanthopanax evodiaefolius* var. *gracilis* W. W. Smith, ранее известный только из Китая.

Выше склон становится все круче, подъем все труднее; ноги скользили на голом грунте, сплошная заросль бамбука с острыми шипами в узлах не давала опоры рукам. Бамбуковые заросли местами чередуются здесь с участками леса из кривоствольных деревьев (преобладают *Lauraceae, Fagaceae* и др.), снизу доверху одетых моховым покровом с эпифитами — папоротниками и цветковыми, в том числе древовидными.

На самом гребне горы (2000 м) — тот же лес. Листья подроста, низкорослых деревьев и кустарников сплошь «заплесневевшие», покрытые мхами и лишайниками-эпифиллами. Здесь были найдены в фазе полного плодоношения еще два новых вида рода шефлера с пучковатосложными листьями (*Schefflera fasciculifoliolata* Grushv. et N. Skvorts. и *Sch. laxiuscula* Grushv. et N. Skvorts.) — счастливая находка, позволившая получить по этим видам исчерпывающий материал (Грушвицкий и Скворцова, 1970). Были собраны также зрелые семена, успешное проращивание которых обогатило оранжерею Ботанического института уникальным растением.

Растительный мир провинции Хажанг еще почти не изучен и остается интереснейшим объектом для дальнейших флористических изысканий. Можно указать, например, что в результате обработки венгерским бриологом Т. Почем наших сборов мхов и печеночников в этой провинции установлено более 25 видов новых для Вьетнама представителей бриофлоры из 90 имевшихся в собранной коллекции (Поч, 1971а, б). Очевидно, в какой-то степени это относится и к цветковым. За короткий срок пребывания мы обнаружили здесь целый ряд китайских видов аралиевых, большое число видов, новых для науки, а также ряд еще не идентифицированных видов, но явно отсутствующих в нашем списке аралиевых ДРВ.

В отличие от северных маршрутов наш основной маршрут к югу от Ханоя (26 XI—4 XII 1969) был непродолжительным и позволил бегло ознакомиться только с «Государственным садом» (по существу, заповедником) Кукфын, расположенным в 100 км по прямой к югу от столицы ДРВ. Общая характеристика этого роскошного заповедника дана Н. А. Аврориным (1964). Следует, однако, сказать, что за прошедшие 6 лет руководство Сада провело большую работу: Кукфын стал местом культурного отдыха и научно-просветительной работы; проведены тропы к гигантским деревьям с досковидными корнями — к *Terminalia myriocarpa* и к *Dracontomelum duppereanum* (рис. 9), а также к пещере с древним захоронением; основан небольшой зоосад, подготавливается путеводитель по заповеднику и т. д.

В Кукфыне развертывается и научная работа по изучению флоры и фауны. В составе ботанической группы 12 сотрудников, между которыми распределены основные семейства как объект сборов и обработки.

Уже по дороге от Ханоя мы замечаем нечто новое в составе придорожных насаждений. Впервые в них появляется кокосовая пальма, которая в Ханое и севернее, по словам вьетнамцев, плохо растет. Начиная от границы заповедника, автомобильная дорога прорезает настоящий тропический лес; над ней свисают гирлянды лиан, близ нее высятся деревья-гиганты с досковидными корнями. В таком же лесу на небольшой поляне расположено «бунгало» — уютный дом для приезжающих.

Проведенные здесь экскурсии, хотя и недалекие, дали много ярких впечатлений и ценного материала. Уже у самого бунгало, на опушке леса, в кронах которого то и дело мелькали обезьяны, на высоком стволе дерева из сем. *Juglandaceae* мы нашли полуэпифитную *Schefflera glomerulata* Li, до сих пор известную только из Китая. Близкий вид, также полуэпифит с характерными шнуровидными слабо ветвящимися воздушными корнями, плотно прижатыми к стволу дерева-хозяина, — *Sch. globulifera* Grushv. et N. Skvorts., особенно часто встречается здесь в глубине тропического леса.

Опушка леса у поляны изобилует аралиевыми. На небольшом участке мы обнаружили здесь светлокорый *Macropanax oreophilus* Miq., огромные деревья *Heteronax fragrans*, пальмовидный *Brassaiopsis glomerulata*, *B. mitis* Clarke с крупными пальчатолопастными листьями, несколько видов рода *Aralia* и многие другие растения.



Рис. 9. *Dracontomelum duppereanum* **Pierre с досковидными корнями в заповеднике Кукфын (провинция Ниньбинь).**

И здесь выявилась отмеченная ранее приуроченность большей части аралиевых к несколько осветленным местам. От подножья известковой горы, на которую мы совершили восхождение, и почти до ее вершины (500 м над ур. м.) в тени тропического леса мы нашли лишь единичные экземпляры, возникшие в результате вегетативного возобновления. Единственная характерная для этих лесов жизненная форма аралиевых — это полуэпифиты, о наличии которых мы судили в большинстве случаев лишь по опавшим на землю плодам, да по воздушным корням со специфическим острым запахом на надрезах.

Мы еще раз убедились при этом в особенно слабой изученности вьетнамских эпифитов и полуэпифитов (представлявших почти во всех случаях новинки для флоры ДРВ). Очевидно, они изучены еще слабее, чем деревья-гиганты тропического леса, труднодоступные для коллекторских сборов.

На крутом известковом склоне, изъеденном карстом, изобильны обычные в этих условиях деревца *Taxotrophis macrophylla* и низкорослая *Caryota* sp., и только близ вершины картина резко меняется. Среди нагромождения известковых скал — заросли древовидного лилейного *Pleomele cochinchinensis* (Lour.) Merr., ее причудливому облику (расходящиеся во все стороны змеевидные стволики) более сооответствует старое название *Dracaena*. Стебли и листья этого невысокого (около 1.5—2 м) деревца заготавливаются в большом количестве (20—30 тонн ежегодно) как источник кровоостанавливающих и улучшающих циркуляцию крови средств.

Здесь и появляются заросли обильно плодоносящего кустарника *Schefflera pes-avis* Viguier и некоторых других светолюбивых аралиевых.

Эту своеобразную формацию, где скалы, ветви деревьев и кустарников дают приют многочисленным и разнообразным орхидеям, в сходных условиях, а именно на вершинах известковых гор, позднее мы встречали и в других районах, например в провинции Хоабинь.

Из приведенных данных не следует, однако, делать заключения об аралиевых как обитателях открытых мест. На безбрежных пространствах травянистых и кустарниковых чангов в различных районах страны мы встречали лишь немногих представителей этого семейства. Это прежде всего несколько видов рода аралия и один вид рода шефлера — *Schefflera octophylla* (Lour.) Harms, широко распространенный в Северном Вьетнаме на низких высотных уровнях. Остальные виды характерны все-таки для лесов, где они обильны на их осветленных участках, по опушкам, по берегам горных речек и в ущельях.

Интересно, что за все время экскурсий мы не встречали в Кукфыне древовидных папоротников. По словам Фан Ке Лока, здесь всего один вид — низкорослая (со стволом 1.5 м выс.) *Cyathea podophylla* Cop. Это, конечно, не случайно. И небольшие высоты и преобладающая (на 75% территории) материнская порода — известняк, все это неблагоприятно для «живых ископаемых», столь частых в горных тропических лесах Лаокоя и Хажанга и других гористых районов. Поэтому Кукфын как заповедник не может представлять всего разнообразия природных условий Северного Вьетнама. Очевидно, наряду с Кукфыном, необходимо создание ряда других заповедников в иных природных условиях.

Одной из интереснейших и наиболее продуктивных была двухнедельная поездка в пограничную с Лаосом провинцию Хоабинь (12—24 XII 1969). Территория этой провинции, расположенной относительно недалеко к западу от Ханоя, на 75% гористая; многие возвышенности с крутыми, почти отвесными склонами, в которых с поразительным искусством выдолблены петляющие автомобильные дороги, достигают 1500 и более метров абсолютной высоты. По одной из таких дорог, последний участок которой был оборудован буквально на наших глазах, мы достигли расположенного на крайнем западе провинции, а частично уже в соседней провинции Шонла, труднодоступного района пос. Пако. Его жители (народность мяо) никогда еще не видели иностранцев.

Пос. Пако расположен на высоте около 900 м над ур. м. на довольно обширном межгорном плато, поросшем низкорослой травянистой (с преобладанием полыней) растительностью. Окружающие горы одеты почти нетронутыми лесами. Большое разнообразие их состава отразилось и на аралиевых. Здесь мы обнаружили огромные (до 30 м выс.) деревья *Schefflera hypoleuca* (Kurz) Harms (по Li, 1942, в Китае они достигают всего 5—10 м), новые для науки виды *Sch. pacoensis* Grushv. et N. Skvorts. с узкими листочками и *Sch. palmiformis* Grushv. et N. Skvorts. (рис. 4) с редкими в этом роде боковыми соцветиями, два вида рода *Acanthopanax*, целый ряд представителей рода *Brassaiopsis* и т. д.

Восхождение на две известковые горы на севере провинции, в районе Тули, дало новые материалы по аралиевым: второй для флоры Вьетнама вид рода *Trevesia*, несколько новых видов рр. *Dendropanax* и *Brassaiopsis* и многое другое.

На горе Миенг была сделана особенно интересная находка. На крутом склоне, в девственном лесу на гигантском стволе *Engelhardtia spicata* Leschen. (*Juglandaceae*) на высоте около 25 м от поверхности почвы был обнаружен полуэпифит; он оказался представителем нового для вьетнамской флоры рода *Scheffleropsis* из древнейшей трибы аралиевых *Plerandreae*, распространенной в основном на островах Тихого океана.

Всего в маршрутах по провинции Хоабинь за короткое время было собрано примерно 35 видов аралиевых. Заметим, что даже для Индокитая в целом еще в 1923 г. указывался всего 21 вид из этого семейства (Viguier, 1923).

В заключение хочется подчеркнуть, что в итоге трех вьетнамских поездок список видов аралиевых Северного Вьетнама (включая еще не идентифицированные виды) возрос до 80—85. Трудно сомневаться, что дальнейшие изыскания доведут его до 100, а может быть и большего числа видов. Их идентификация, уточнение географического распространения, время цветения и плодоношения и т. д. раскроют широкое поле для поисков новых для медицины источников средств женьшенеподобного действия.

С другой стороны, эти данные в какой-то степени правомерно экстраполировать на всю флору Северного Вьетнама. Можно думать, что приводимые ныне данные о ее численности (например, 5609 видов высших сосудистых растений, относящихся к 1660 родам из 240 семейств, по Фан Ке Локу, 1969) весьма далеки от действительности. В ближайшие годы в ходе работы по подготовке «Флоры Северного Вьетнама», планируемой ботаническими учреждениями ДРВ, можно ожидать значительного увеличения числа известных видов за счет критического пересмотра имеющегося гербарного фонда и обработки новых сборов, особенно из малоисследованных горных районов страны, подобных провинции Хажанг.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1964). Первый тропический ботанический сад-заповедник Демократической Республики Вьетнам. Бот. журн., 49, 10. — Воробьев Д. П. и И. В. Грушвицкий. (1958). О поездке в Корейскую Народно-Демократическую Республику. Бот. журн., 43, 12. — Голиков П. П. и И. И. Брехман. (1967). Фармакологическое изучение жидкого экстракта коры калозанта индийского. Растит. ресурсы, 3, 3. — Гриневич М. А. и И. И. Брехман. (1970). Исследование сложных рецептов восточной медицины и их составляющих с помощью элек-

тронно-вычислительной машины. Сообщ. 3. Тонизирующие средства в лекарственной терапии восточной медицины. Растит. ресурсы, 6, 4. — Грушвицкий И. В. (1965). *Panax pseudo-ginseng* Wall. (ложный женьшень) — ценное лекарственное растение восточной медицины. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 19. Вопр. фармакогнозии, 3. — Грушвицкий И. В. (1967). К поискам новых лекарственных растений из семейства аралиевых — *Araliaceae* в Демократической Республике Вьетнам. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 22. Вопр. фармакогнозии, 4. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1966). Два новых вида *Schefflera* Forst. et Forst. f. из Демократической Республики Вьетнам. Бот. журн., 51, 12. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова (1969). Новая подсекция *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. и ее состав. Бот. журн., 54, 1. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова (1970). О новом типе сложного листа. Пучковатосложный лист видов р. *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). Бот. журн., 55, 4. — Поч Т. (1971а). Исследование горной бриофлоры провинции Хажанг (ДРВ). *Hepaticae*. Бот. журн., 56, 5. — Поч Т. (1971б). Исследование горной бриофлоры провинции Хажанг (ДРВ). *Musci*. Бот. журн., 56, 6. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. — Фан Ке Лок. (1969). Полезные растения Северного Вьетнама. Канд. диссерт. Л. ЛТА. — Becking J. H. (1970). Plant-endophyte symbiosis in nonleguminous plants. Plant a. soil, 32, 3. — Colling E. N. G. et H. Gaussen. (1969). In Indochina: *Pinus merkusiana* sp. nov. et non *P. merkusii* Jungh. et de Vries. Trav. Lab. forest. Toulouse, 1, 8, 7. — Hoo G. a. Ch.-J. Tseng. (1965). Contributions to the *Araliaceae* of China. Acta Phytotax. Sin., 12, add. 1. — Lecomte H. et F. Gagnepain. (1907—1951). Flore Generale de l'Indochine. 1—7 et Suppl. — Li H. L. (1942). The *Araliaceae* of China. Sargentia, 2. — Ornduff R. (1970). The systematics and breeding system of *Gelsemium* (*Loganiaceae*). Journ. Arn. Arb., 51, 1. — Viguier R. (1923). Araliacees. In Lecomte Fl. Gen. Indochine, 2. — Winkler S. (1967). Die Epiphyllen Moose der Nebelwälder von El Salvador C. A. Rev. Briol. et Lichen., neuv. ser., 35, 1—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 VIII 1971).

Vol. LVII *No. 5*

May, 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Иващенкова* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 11/II 1972 г. Подписано к печати 25/IV 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16. Печ. л. 10 1/2 + + 4 вкл. (1/2 п. л.) = 15.40 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.42. Тип. зак. 881. М-09738. Тираж 2657.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

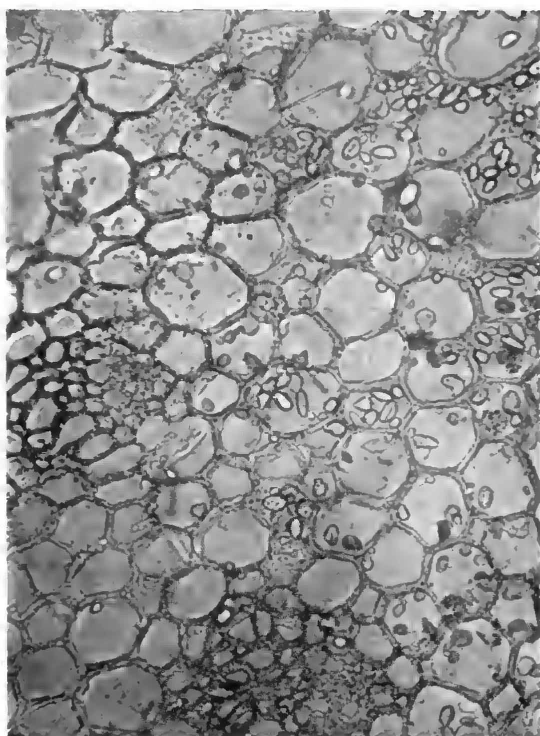


Рис. 2. Паренхимные клетки с крахмальными зернами. (Увел. 200).

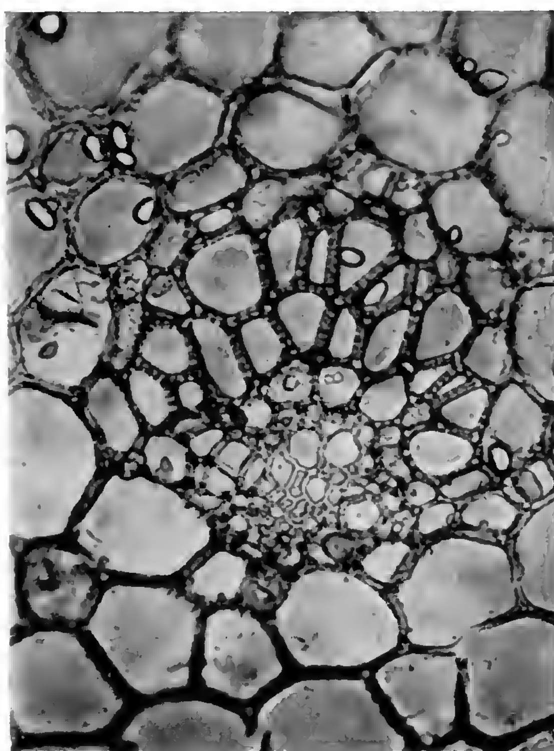


Рис. 3. Проводящий пучок. (Увел. 400).

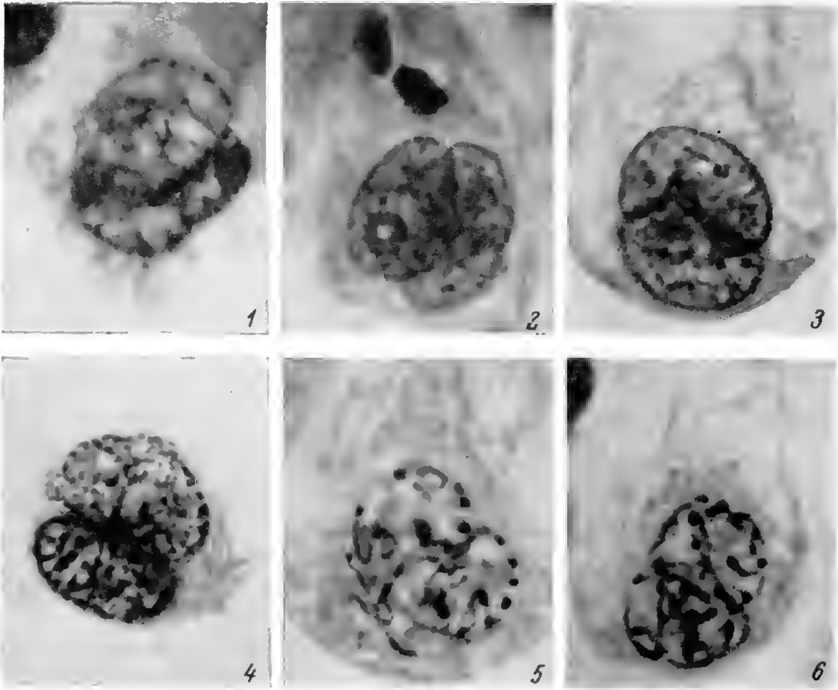


Таблица I

1, 3, 5, 6 — T. vvedenskyi; 2 — T. butkovii; 4 — T. affinis. (Увел. 1100); *1* — контакт ядра яйцеклетки со спермием, имеющим червеобразную форму; *2, 3* — контакт покоящегося спермия с ядром яйцеклетки (на детали *2* видны два Х-тела); *4—6* — профаза спермия и ядра яйцеклетки.

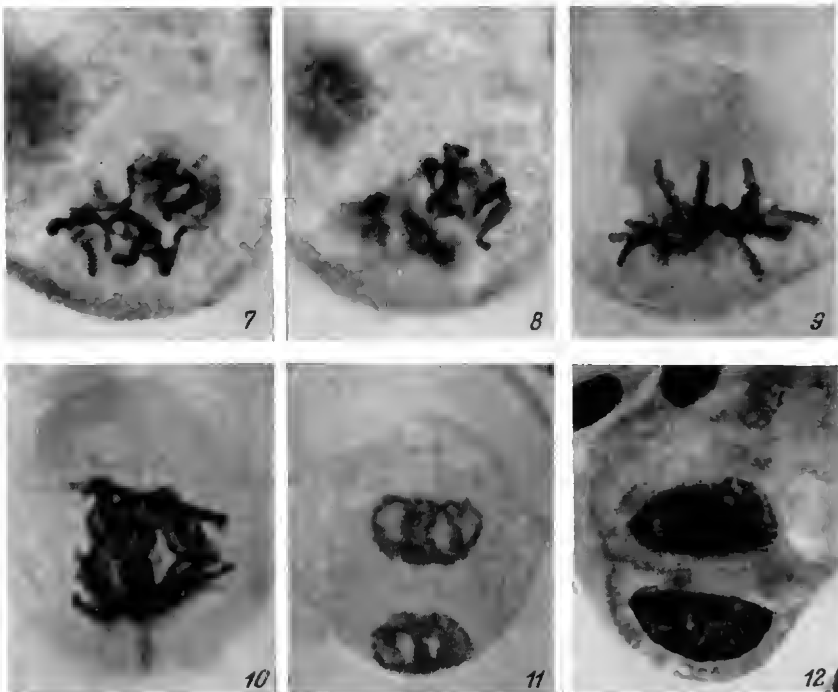


Таблица II

7, 8 — T. butkovii; 9, 10 — T. affinis; 11 — T. vvedenskyi; 12 — T. anadroma (*7—9, 11* — увел. 1100; *10* — увел. 1300; *12* — увел. 800); *7, 8* — прометафаза спермия и ядра яйцеклетки, каждая из двух групп хромосом еще сохраняет свою индивидуальность (оба снимка сделаны с одного препарата в разных плоскостях); *9* — метафаза зиготы; *10* — анафаза зиготы; *11* — телофаза зиготы; *12* — двухклеточный проэмбрио.

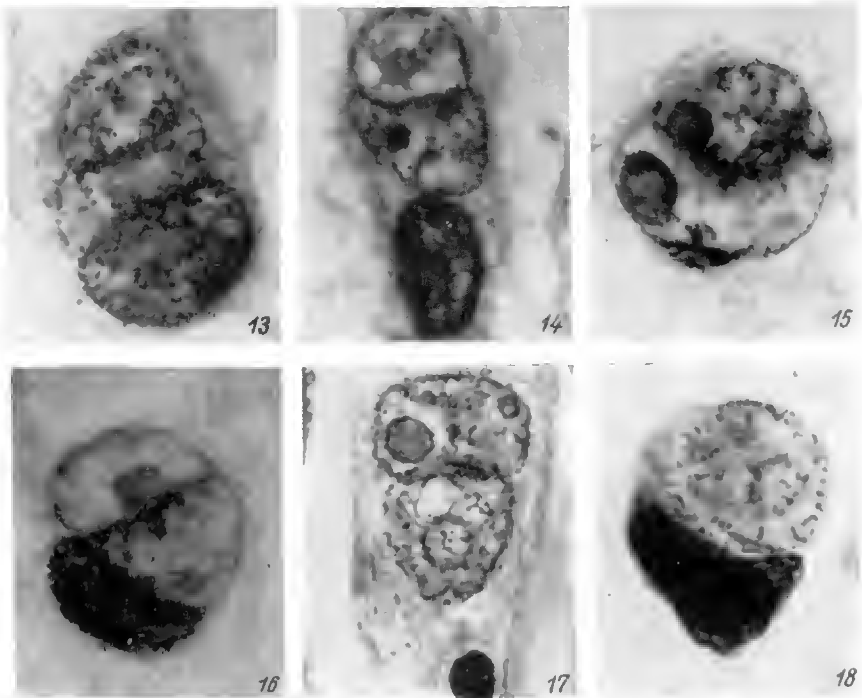


Таблица III

13 — *T. anadroma; 14—16* — *T. vvedenskyi; 17—18* — *T. tschimganica; 18* — *T. affinis* (Увел. 1100); *13* — контакт спермия с полярными ядрами (нижнее полярное ядро более темно окрашено); *14* — нижнее полярное ядро в виде темноокрашенного ядра находится в непосредственной близости от контактирующих спермия и верхнего полярного ядра; *15* — верхнее полярное ядро контактирует со спермием и с нижним полярным ядром, примыкающим в виде небольшого темноокрашенного сгустка к спермию с халазальной стороны; *16* — контакт спермия и полярных ядер (нижнее полярное ядро окрашено значительно интенсивнее); *17* — нижнее полярное ядро в виде пикнотического сгустка вошло в цитоплазму, окружающую контактирующие половые ядра, у самой стенки зародышевого мешка видно отмершее ядро антиподы; *18* — ранняя профаза спермия и верхнего полярного ядра, к которым в виде хроматинового сгустка примыкает нижнее полярное ядро.

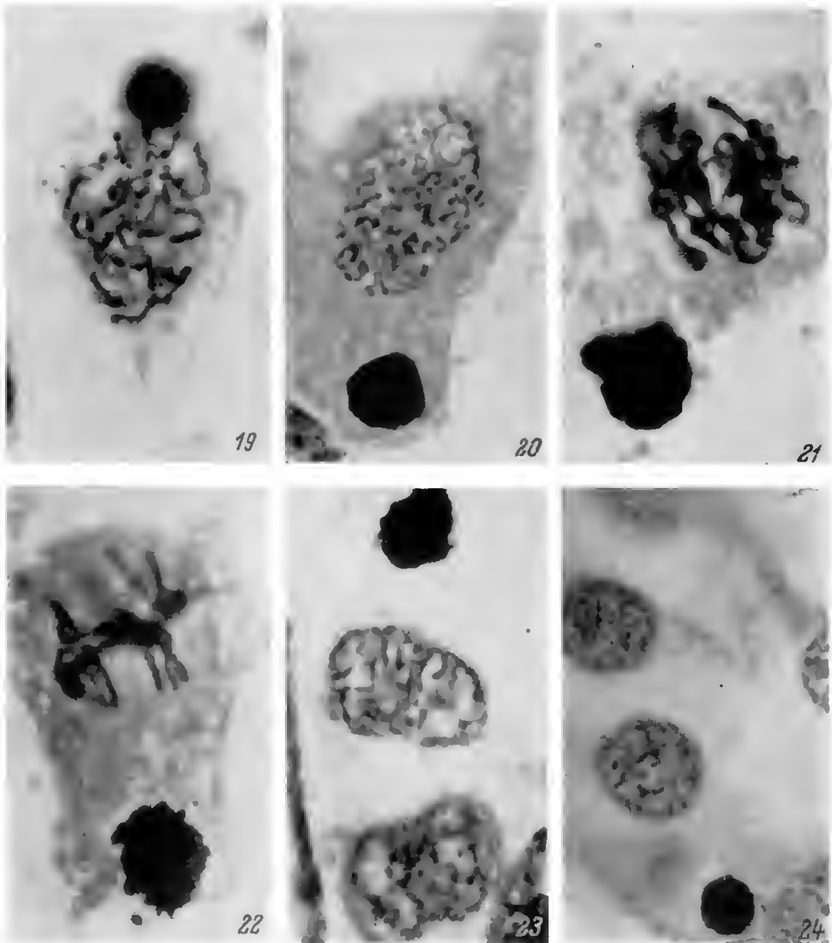
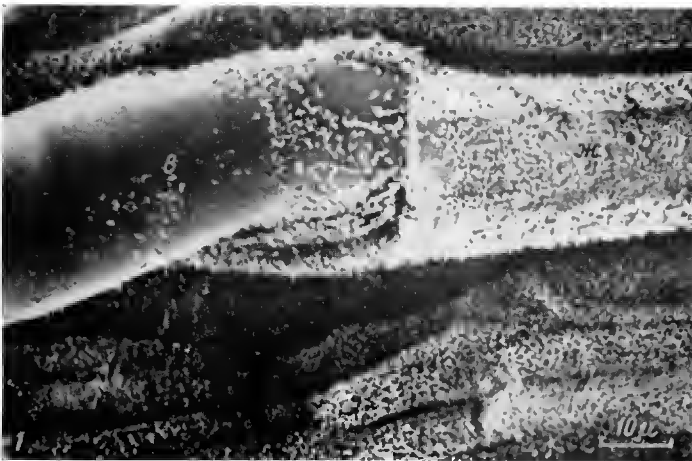


Таблица IV

19 — *T. affinis*; *20, 22* — *T. vvedenskyi*; *21, 23* — *T. butkovii*; *24* — *T. anadroma* (*19—21, 23, 24* — увел. 1100, *22* — увел. 1000); *19* — профаза спермия и верхнего полярного ядра, нижнее полярное ядро в виде хроматинового сгустка все еще находится в контакте с половыми ядрами; *20* — поздняя профаза спермия и верхнего полярного ядра, нижнее полярное ядро отошло от них; *21* — прометафаза спермия и верхнего полярного ядра, каждая группа хромосом сохраняет свою индивидуальность, рядом в виде сгустка хроматина — нижнее полярное ядро; *22* — метафаза первичного ядра эндосперма, нижнее полярное ядро образует выпячивания хроматина; *23* — образование первых двух ядер эндосперма, над которыми видно нижнее полярное ядро в виде пикнотического хроматинового сгустка; *24* — ядра эндосперма, среди которых присутствует темноокрашенное пикнотическое нижнее полярное ядро.









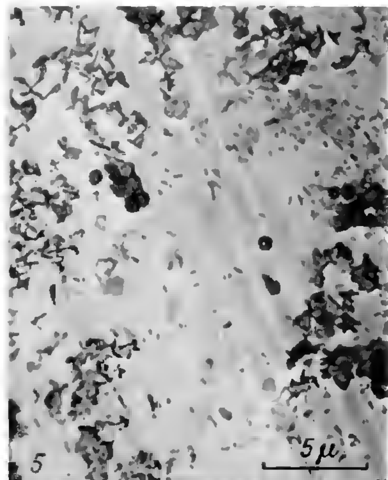


Таблица I

Поверхность листа *Agropyron repens.*

1 — поверхность листа, общий вид; *в* — волосок, *ж* — жилка; *2* — адаксиальная поверхность, центральная часть; *а* — участок поверхности над антиклинальной стенкой; *3* — абаксиальная поверхность, центральная часть; *4* — адаксиальная поверхность, край листовой пластинки; *5* — адаксиальная поверхность над жилкой.



Таблица II

Поверхность устьица листа *Agropyron repens* с примыкающими клетками.

ущ — устьичная щель, *зк* — расширенные участки замыкающих клеток, *ок* — околоустьичные клетки, *окэ* — обычные клетки эпидермиса.

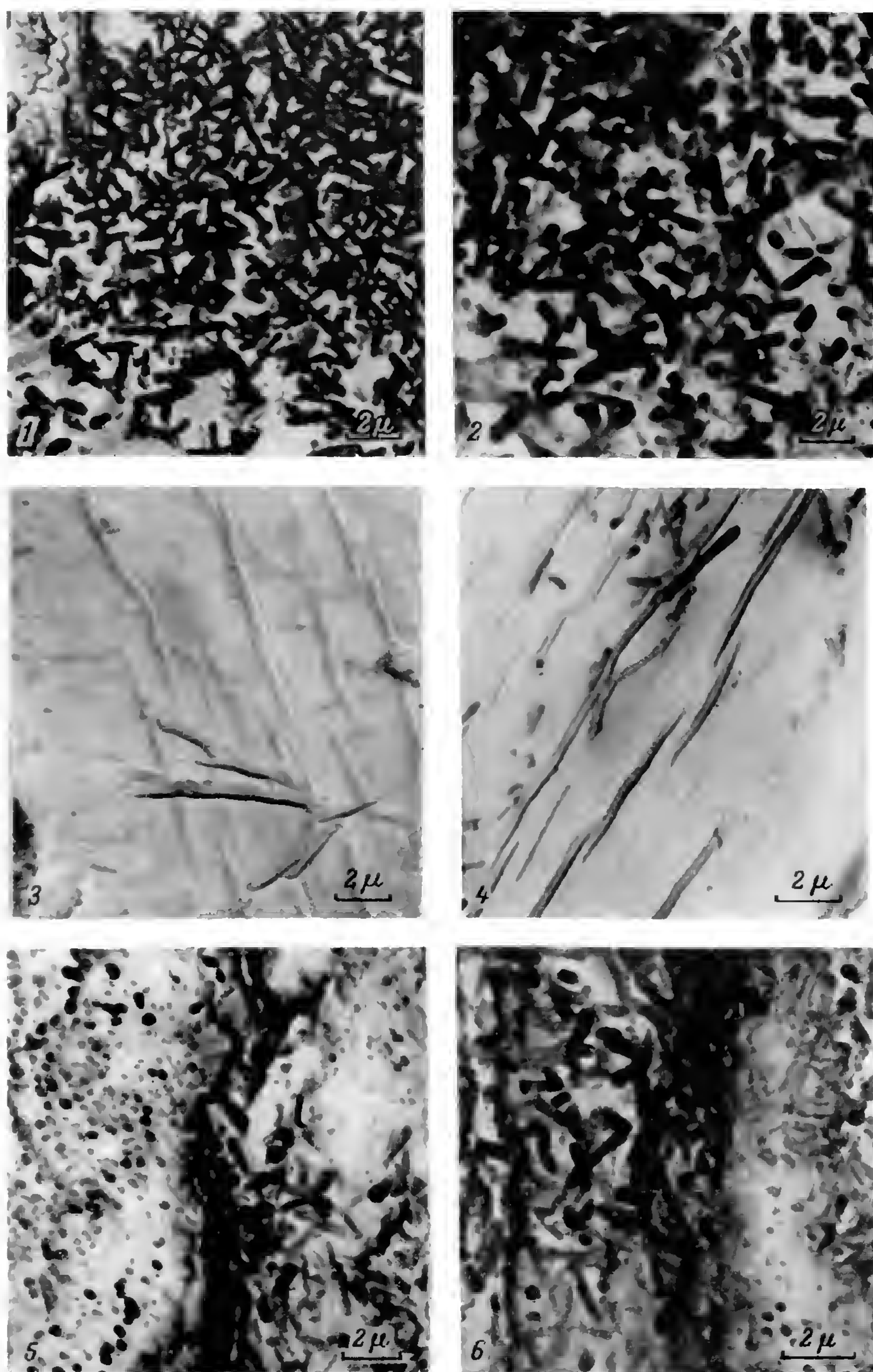


Таблица III

1 — абаксиальная поверхность, верхняя часть листа *Agropyron repens*; *2* — адаксиальная поверхность стебля; *3*, *4* — адаксиальная поверхность влагалища листа; *5*, *6* — абаксиальная поверхность влагалища листа.

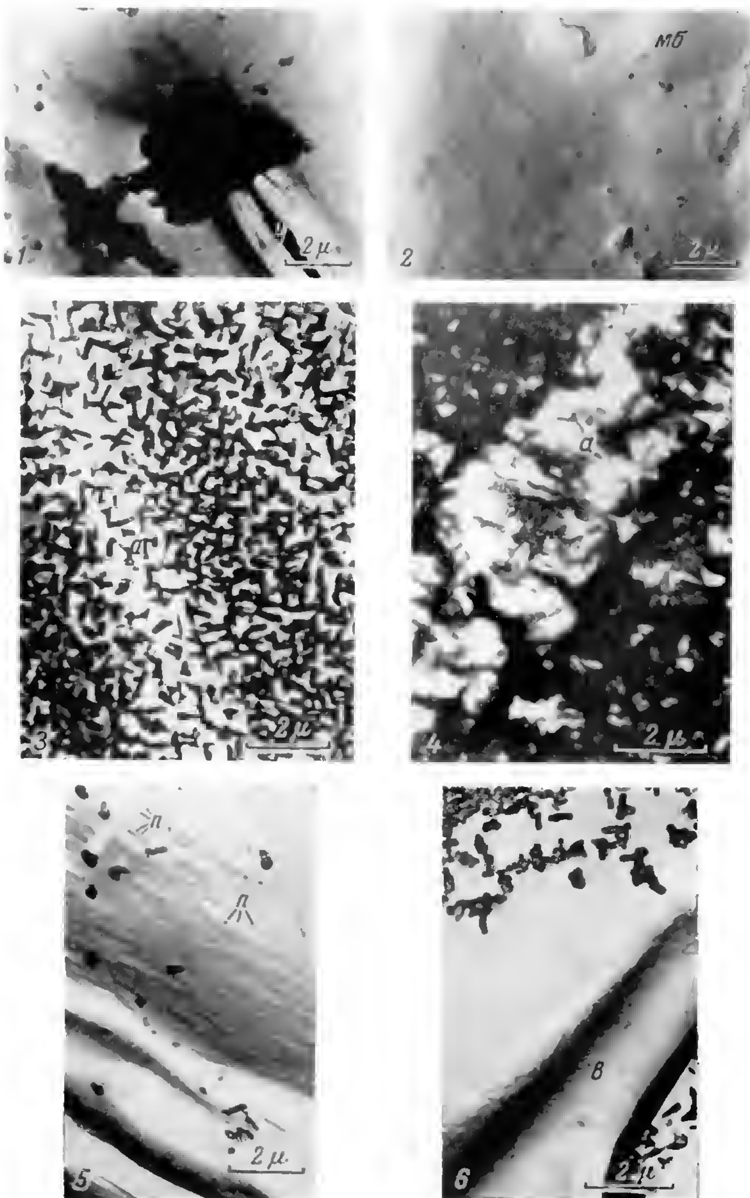


Таблица IV

1 — абаксиальная поверхность цветковой чешуи *Agropyron repens*; *у* — устьице; *2* — адаксиальная поверхность цветновой чешуи; *мб* — микробугорки; *3* — адаксиальная поверхность, центральная часть молодого листа; *4* — адаксиальная поверхность, центральная часть зрелого листа; *а* — участок поверхности над антиклинальной стенкой; *5* — адаксиальная поверхность, край листовой пластинки молодого листа; *п* — электронноплотные образования, представляющие собой углубления или отверстия; *6* — поверхность волосков с прилегающими клетками эпидермиса; *в* — волосок.